(Aus der Zoologischen Station zu Neapel)

Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden

(Murex, Natica, Pterotrachea, Pleurobranchaea, [Tritonium])

I. Teil

Makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion

Mit 44 Figuren und 9 Tabellen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karl-Universität in Tübingen

vorgelegt von

Gottwalt Chr. Hirsch

aus Magdeburg

Tübingen 1915

(Aus der Zoologischen Station zu Neapel)

Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden

(Murex, Natica, Pterotrachea, Pleurobranchaea, [Tritonium])

I. Teil

Makroskopischer Bau, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Sekretion

Mit 44 Figuren und 9 Tabellen im Text

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karl-Universität in Tübingen

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt von

Gottwalt Chr. Hirsch

aus Magdeburg

Tübingen 1915

Von der Fakultät angenommen den 23. Juli 1914.

Referent: Herr Prof. Dr. Fr. Blochmann.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 35. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 1915.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Meinem Vater und meiner Mutter,

die mich zuerst lehrten, die Natur zu sehen
und zu lieben.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553625_0060

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Seite

Was will diese Arbeit? 3

1. Kapitel: **Umwelt, Verhalten und Nahrung** 7
   1. Das Innere des Sandes nahe der Küste 8
      Natica 8
   2. Detritus- und Schlammgründe 11
      Pleurobranchaea 11
   3. Steinige Küste, Posidoniawiesen 12
      Tritonium 12
      Murex 16
   4. Plancton 17
   5. Vergleichende Zusammenfassung 18

2. Kapitel: **Nahrungserwerb und seine Sinne, Nahrungsaufnahme** 19
   1. Die Strudler 20

Seite

2. Die Schlinger 20
a) *Pleurobranchaea* 20
b) *Pterotrachea* 23
3. Die Kratzer 24
Murex 25
Natica 26
Tritonium 30
4. Die Sauger und Parasiten 32
5. Vergleichende Zusammenfassung 33

3. Kapitel: **Die Verdauung** 37

I. Vorbemerkungen 38
1. Definitionen für die Benennung 38
2. Methodik und Technik 39
Grundsätzliches in der Methodik 39
Einige technische Angaben 42
Schwierigkeiten der Untersuchung 42
Das Verfahren 43
Reiner Verdauungssaft 43
Extraktmethode 44
Das weitere Verfahren 45
Protease-Reaktionen 45
Amylase-Reaktionen 48
Lipase-Reaktionen 48
Cellulase-Reaktionen 48
Mikroskopische Untersuchungen des Verdauungssaftes . . 48
II. *Natica* 49
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit 49
Bau des Vorderdarmes 49
Arbeit des Vorderdarmes 54
2. Bau und Arbeit des Mitteldarmes 57
Bau des Mitteldarmes 57
Arbeit des Mitteldarmes 59
III. *Murex trunculus* 62
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit 62
Bau des Vorderdarmes 62
Arbeit des Vorderdarmes 64
2. Der Mitteldarm und seine Arbeit 69
Bau des Mitteldarmes 69
Arbeit des Mitteldarmes 71
IV. *Pterotrachea* 77
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit 78
2. Der Mitteldarm und seine Arbeit 82
V. *Pleurobranchaea* 84
1. Der Vorderdarm und seine Arbeit 85
Die Befunde im Kropf und Magen 88

Seite
Die Kraft der Fermente 93
2. Der Mitteldarm 99
VI. Vergleichende Biologie der Verdauung . . . 101
1. Der allgemeine Ablauf der Verdauung 102
A. Secretions- und Verdauungsort 102
B. Periodisches Schwanken der Verdauungskraft . . . 103
C. Das Schwanken der Menge des Verdauungssaftes . 108
D. Physiologische Bedingungen der Secretion 109
E. Fermente 110
2. Die 2 Typen: Schlinger und Kratzer 111
A. Zertrümmern der Nahrung 111
B. Vorderdarm 112
C. Fermentdrüsen des Vorderdarmes 115
D. Mitteldarm 115
E. Enddarm 117
F. Zeit der Verdauung 117

4. Kapitel: **Histologie der Secretion** 118
I. Die Vorgänge innerhalb der Zelle 119
A. Allgemeiner Bau der Mitteldarmdrüse 120
B. Arbeit der Secretzellen 121
Auf- und Abbau der Secretkörner 122
Periodischer Ablauf der Secretion 124
Sind die Zellen Fermentzellen? 129
Vergleich zwischen dem Secretionsablauf in der Zelle und dem Verdauungsablauf 130
C. Große Vorderdarmdrüse von *Natica* 132
D. Secretionsbefunde anderer Autoren 133
II. Die Vorgänge außerhalb der Zelle 136
A. Der genetische Zusammenhang 137
B. Das periodische Auftreten 140
C. Die Herkunft 143
D. Die Arbeit 144
E. Andere Gastropoden 146

Schluß 148

Was will diese Arbeit?

Das Ziel dieser Arbeit ist, die ersten Fragen der Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden darzulegen, in der Hoffnung, damit bestimmten allgemeinen Problemen des Tierlebens näher zu kommen. Ausgehend von Fragen, die ich erst später vortragen kann, krystallisierte sich die Arbeit allmählich vor allem um

das Problem der Verdauungs- und Secretionsperioden, das ich chemisch und morphologisch untersuchte, und der physiologischen Darmtypen.

Der Weg ist mit dem Begriff „Biologie" (im weitesten Sinne) gegeben: ich versuchte, den Bau und die Arbeit der Ernährungsorgane kennen zu lernen, in der Hoffnung, auf diesen Pfaden wichtige Beziehungen zu finden.

Zwei grundverschiedene und doch gleichwichtige Gruppen von Beziehungen sind zu erkennen.[1]) Erstens wollte ich die Ernährungsweise einer einzigen Art studieren; ich wollte die Beziehungen zwischen der Umwelt und der Nahrung, zwischen Arbeit und Bau der Organe erkennen, wollte sehen, welche beeinflussenden Faktoren sich hier fänden, wollte erfahren, wie der Ernährungsprozeß sich als eine Kette von Ursachen und Wirkungen als Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion, Resorption, Umsatz abrollt (vgl. die gedankliche Methodik S. 39). Alles dies sind die natürlichen Beziehungen innerhalb eines Tieres; einige solche über den periodischen Ablauf der Verdauung und Secretion lege ich hier vor.

Zweitens wollte ich eine Reihe öcologisch verschiedener Gastropoden in ihrer Ernährung begreifen und wollte sie untereinander (und mit biologischen Funden an anderen Tieren) vergleichen; durch dieses Vergleichen knüpfe ich die gedanklichen Beziehungen. Sie verdichten sich zu physiologischen Typen; diese umfassen alle jene Arbeiten, welche den Organismen denselben Dienst leisten; sie sind bestimmt durch die Gleichheit im Endziel (Umfang) der Handlung und durch die Ähnlichkeit in der Art (Inhalt) der Handlung. Man kann so eine Reihe von Typen herausarbeiten und sie untereinander und nebeneinander ordnen; man kann z. B. so physiologische Darmtypen aufstellen[2]) (vgl. S. 33 und 111).

Die Morphologie ist bereits dieselben Wege vorausgegangen: sie scheidet sich in die Morphologie der Art (natürliche Beziehungen) und in die vergleichende Morphologie (gedankliche Beziehungen). Die Physiologie wird ihr parallel arbeiten müssen. Die logische

1) Vgl. das ausführliche Werk TSCHULOCK'S „System der Biologie", (Jena) 1910.

2) Ich muß mich hier auf diese ersten Andeutungen beschränken; mehr gehört nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Ich werde in einiger Zeit den Versuch einer Darstellung vom Wesen des physiologischen Typus und eine Auseinandersetzung mit dem morphologischen Typus vorlegen.

Bestimmung des „Typus“ ist für die Morphologie und Physiologie verschieden.[1])

Es ist falsch, ausschließlich die natürlichen Beziehungen innerhalb eines Tieres zu suchen. Aber ebenso fruchtlos und einseitig ist es, Einzeltatsachen verschiedener Tiere zu vergleichen, ohne die natürlichen Beziehungen dieser Fakta zu kennen[2]); das Beschreiben der natürlichen Zusammenhänge und das Erkennen gedanklicher Vergleichsbilder muß abwechseln wie Ein- und Ausatmen. Über die Wege „vergleichender“ und nichtvergleichender Physiologie herrscht heute bedauerliche Meinungsverschiedenheit.[3])

Ich bin mir bewußt, daß ich während meines halbjährigen Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel im Sommer 1913 nur einen Teil meiner eben skizzierten Aufgaben erfüllen konnte. Die Physiologie wirbelloser Tiere steht heute da, wo die Physiologie der Säugetiere vor 50 Jahren stand.[4]) Nur die ersten Schritte konnte ich gehen; das zunächst zu Beachtende über die makroskopische Anatomie, die Nahrung und Umwelt, Nahrungsaufnahme, Verdauung und Secretion veröffentliche ich hiermit. Unendliches bleibt zu tun übrig.

Die Anordnung der Arbeit habe ich mir so gedacht: ich teile das Ganze nach den großen Abschnitten der Ernährung ein, also zunächst in die Kapitel: Umwelt und Nahrung, Nahrungsaufnahme, Verdauung, Secretion. Innerhalb dieser Kapitel ziehe ich zunächst die natürlichen Beziehungen, indem ich die einzelnen Tierarten beschreibe. Dann versuche ich durch Vergleichen den

---

1) Zur Logik des Typus in der Morphologie s. Naef, Ad., Studien z. gen. Morphologie, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 3, 1913, p. 345; und Tschulock, System der Biologie, (Jena) 1910; ferner: Derselbe, Logisches und Methodisches, Handb. der vergl. Anatomie v. Lang, Vol. 1, (Jena) 1912.

2) So untersuchte Frenzel (in: Nova Acta Leop.-Carol. Acad., Vol. 48, 1886) wohl 100 „Molluskenlebern“ auf ihren Bau, ohne bei einem Tier zu versuchen, die natürlichen Beziehungen aufzudecken; so schweben seine 3 Begriffe, Körner-, Kalk-, Keulenzellen, in der Luft. — Genau dasselbe bei Heuschen, Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion, in: Anat. Hefte, 1. Abb., Vol. 26, p. 573.

3) S. den Unterschied im Ziel der Bücher mit den Titeln „Vergleichende Physiologie“: Jordan (Jena 1913), Winterstein (Jena 1910 bis 1915), Pütter (Jena 1912), und die „Allgemeine Physiologie“ von Verworn (Jena 1909).

4) 1856 entdeckte Claude Bernard die Lipase des Pancreas.

physiologischen Typus zu erkennen — soweit dies bisher möglich ist.

Die gedankliche Methodik und die Technik ist den einzelnen Kapiteln (soweit nötig) vorausgeschickt.

Es wurden nur Fleischfresser untersucht, da ich an die Proteasesecretion besondere Fragen hatte.

Prosobranchier: *Natica millepunctata* und *hebraea* [*Tritonium nodiferum* und *cutaceum*], *Murex brandaris* und *trunculus*.

Heteropoden: *Pterotrachea mutica* (und *coronata*).

Opisthobranchier: *Pleurobranchaea meckelii*.

Ich habe viel liebenswürdige Unterstützung erfahren. Der Hohen Württembergischen Staatsregierung danke ich den Neapler Arbeitsplatz. — Herr Prof. Dr. F. Blochmann hat mich mehrere Jahre hindurch unermüdlich und gründlich die Anatomie gelehrt, Herr Prof. Dr. Jordan während vieler Jahre in persönlicher Aussprache und im Unterricht die Physiologie; desgleichen unterrichtete mich Herr Prof. Dr. Bürker in der Physiologie der Wirbeltiere und Herr Prof. Dr. H. Thierfelder in der physiologischen Chemie. Allen vier Herren bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Besonders herzlichen Dank schulde ich hinsichtlich dieser Arbert Herrn Prof. Dr. H. Jordan. Er gab mir die ersten Anregungen zu physiologischen Untersuchungen. Er schlug mir vor, im Zusammenhang mit einem bestimmten Problem (s. Teil 2) die Verdauung carnivorer Schnecken zu untersuchen. Diese Untersuchungen auf den Verdauungs- und Secretionsablauf notwendig ausdehnend, kam ich zu Ergebnissen, die ich aus Zweckmäßigkeitsgründen zuerst veröffentliche. Herr Prof. Dr. Jordan hat sich auch um diesen Teil der Arbeit unermüdlich gekümmert, hat mir während seines Aufenthaltes in Neapel viele Anregungen und Ratschläge gegeben, hat viele Ergebnisse selbst nachgeprüft und die ganze Arbeit zusammen mit Herrn Prof. Dr. Blochmann einer eingehenden Kritik unterzogen. Ich bin beiden Herren für ihre freundliche Anteilnahme immer herzlichen Dank schuldig.

Die Verwaltung der Zoologischen Station zu Neapel ist mir stets sehr liebenswürdig entgegengekommen, im besonderen Herr Prof. Cerutti, die Herren Proff. Burian und Henze sowie die Herren

Dr. Naef und Gast. Allen Herren bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Fräulein K. Wangerin-Halle hat meine ursprünglich für Steindruck bestimmten Neapler Zeichnungen für Textfiguren umgezeichnet; auch ihr danke ich bestens für die Arbeit.

Soweit wir das Leben einer Schnecke wie eines niederen Tieres überhaupt kennen, scheint es uns ausgefüllt zu sein mit zwei Tätigkeiten: sich zu ernähren und sich fortzupflanzen. Darauf weist ihr Bau und ihr Verhalten hin.

Die Ernährung ist gebunden an die Nahrung, ihre Aufnahme, Verdauung, Resorption und ihren Umsatz.

1. Kapitel. **Umwelt, Verhalten und Nahrung.**

Das Leben ist abhängig von der Zufuhr von Energie. Diese steckt in der Nahrung.

Die Nahrung wird geboten von der Umwelt eines Organismus. Damit bietet sie die Energie, damit die Lebensmöglichkeit.

Verschiedene Umwelten bieten verschiedene Nahrung, aber auch dieselbe Umwelt bietet mancherlei Nahrung, eine Fülle vieler Nahrungsstoffe. Aus dieser Fülle haben sich bestimmte Tiergruppen an bestimmte Nahrung gewöhnt (Omnivoren sind die Ausnahmen). Die einen sind z. B. Detritusfresser, andere Pflanzen-, andere Tierfresser; darunter Spezialisten.

Diese Gewöhnung zeigt sich uns 1. im ausschließlichen Aufnehmen von nur ganz bestimmten Nahrungsstoffen, 2. in einer Anpassung der Ernährungsorgane an diese eine besondere Nahrung (S. 33 u. 111).

Beginnen wir also mit der Umwelt und der Nahrung, die sie bietet. Dabei sei gleich Einiges über das Verhalten der Tiere und wenige beobachtete Reizbeantwortungen mitgeteilt.

Wir wollen dieses Kapitel einteilen nach den verschiedenen Jagdgründen, auf denen die von mir untersuchten Formen leben. Wir werden dann sehen, wie die Tiere innerhalb ihrer Umwelt auf bestimmte Nahrungsstoffe spezialisiert sind.

Es ist sehr zu bedauern, daß noch keine planmäßige ökologische

Untersuchung des Golfes von Neapel vorliegt! Aus ihrer Kenntnis würden sich zahlreiche wichtige öcologisch-physiologische Beziehungen ergeben. Meine Angaben hier konnten nur nebenbei gewonnen werden.

Es kommen für uns vor allem 4 verschiedene Jagdgründe in Betracht.

1. Das Innere des Sandes nahe der Küste.

Hier lebt *Natica* in geringen Tiefen 2—20 m unter dem Meeresspiegel im Sande vergraben. Sie ist ein scheues Raubtier, das selten und dann nur nachts an die Oberfläche des Sandes kommt; sie geht 2—5 cm unter dieser auf Raub aus.

In der Station wurde sie am besten in flachen, 10 cm hohen Sandbecken gehalten, in denen der Sand nur 5—7 cm mit Seewasser bedeckt ist. Der Sand ist weniger sauerstoffreich als die Oberfläche des bewegten Wassers (wo z. B. *Murex* sitzt; vgl. S. 14). Deswegen muß er kräftig durchspült werden, so daß stets frisches Wasser den Sand aufwühlt; setzt die Durchspülung einmal aus, so kommen die Tiere nach kürzester Zeit sauerstoffgierig an die Oberfläche und sterben hier bald.

Natica millepunctata und *hebraea* sind große Tiere mit ansehnlichem Gehäuse bis zu 5 cm Höhe. Beide Arten sind bei reichlichem Futter lange haltbar, *N. josephina* dagegen ist mit schwachem Gehäuse ausgestattet, mit sehr großem lappigem Fuß und Mantel, der die kleine Schale ausgestreckt fast bedeckt; sie ist viel empfindlicher gegen Temperatur- und Druckschwankungen, stirbt meist schon nach wenigen Tagen, zumal im Sommer; sie ist also für längere Untersuchungen nicht brauchbar.

Recht interessant ist es, ein auf dem Sandboden kriechendes Tier zu beobachten. Es kriecht ziemlich schnell für eine Schnecke dahin, vielleicht 3 mm in der Sekunde, die kleinen noch etwas schneller. Langsam bewegt *Natica* den wassergeschwollenen Fuß voraus, schwingt ihn wellig hin und her, sorgsam tastet sie mit ihm die Umgebung ab. Hier scheinen Tastsinnesorgane zu liegen, die 2 Fühler sind gar nicht vorhanden oder stark verkümmert und werden nicht bewegt. Jede Delle, jede Höhe wird langsam betastet, ehe der ganze Körper darüber gleitet. Selten kann man am Rande die Gleitwellen des Fußes sehen.

Im Zimmer der Station, in dem ich beobachtete, herrschte diffuses Tageslicht, das von oben kam. Ich halte meine Hand un-

gefähr 50 cm vom Tier entfernt und lasse einen Schatten auf die kriechende *Natica* fallen: $^1/_2$ Sekunde danach zieht sie ihren ganzen Fuß, vor allem den Vorderteil, ein Stück zurück und liegt vollkommen still, wie gespannt. 2 Sekunden danach kriecht sie weiter. Lasse ich nach kurzer Zeit wieder einen Schatten fallen, so zuckt sie ebenso zusammen, beim drittenmal kaum mehr, beim viertenmal gar nicht. Aber schon nach einer Viertelstunde reagiert sie wieder auf den Schattenreiz.

Meist nur nachts kommt *Natica* an die Oberfläche des Sandes. Wenn man sie dann beleuchtet, zieht sie sich meist schnell zurück: wahrscheinlich eine negative Phototaxis. — So empfindlich sie gegen Lichtreiz ist, so unempfindlich gegen Schallreize. Eine große Glasglocke wurde dicht über dem Wasser, dann im Wasser geschlagen, daß es Wellen gab: keinerlei Reaktion.

Nimmt man *Natica* aus dem Sande, so zieht sie sich mit großer Geschwindigkeit in ihr Gehäuse zurück, das Fußwasser in Strahlen ausspritzend[1]); der Deckel schließt sich. Legt man sie nun auf den Rücken, so hebt sich nach kurzer Zeit der Deckel ein wenig. Der Hinterfuß kommt zuerst heraus. Beschatte ich, zieht sich das Tier sofort zurück. Jetzt lasse ich es in Ruhe: langsam wird der Vorderteil des Fußes sichtbar; ist der Deckel halb geöffnet, so streckt sich der Vorderfuß allmählich heraus. Er zeigt starke Wellenbewegung und greift suchend umher. Jetzt hat er den Sand unter sich getroffen; sofort beginnt er sich einzugraben: zu strecken und in den Sand einzupressen. Dabei krümmt er sich mit dem Rande nach oben, liegt also wie eine Hohlschaufel im Sande, so daß sich wohl 8 ccm Sand auf der Schaufel befinden. Dadurch wird der Fuß vorn beschwert und wirkt wie ein Ankerhaken. Nun zieht das Tier den Hinterfuß nach. Der Vorderfuß ist verankert, dadurch hat der ganze Körper einen Stützpunkt. Nun kann das Tier sein schweres Gehäuse und seinen Hinterfuß nach vorn seitlich herunterklappen, bis der ganze Körper auf seiner Fußsohle liegt. Jetzt stößt sich der Vorderfuß gewaltig in den Sand; Pause, während der das Wasser im Fuß wahrscheinlich zurückströmt; wieder fährt der Fuß und damit das ganze Tier ein Stück tiefer in den Sand; der Hinterfuß ist still. Pause. Wieder ein Stoßdruck: so verschwindet das Tier allmählich ruckweise im Sande. (Eine

1) Vgl. Schiemenz, Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1884, 1887.

vollständige Analyse der inneren Mechanik kann ich hier nicht geben.)

Die Nahrung der *Natica*. Sie nimmt als einzige der untersuchten Formen nur lebendes Fleisch zu sich. Versuche, sie mit totem zu füttern[1]), waren ebenso erfolglos wie die Bemühungen, ihr am Licht Nahrung beizubringen. Sie ist bei ihrer Lebensweise im Sande auf Tiere angewiesen, die dort unten leben; möglich auch, daß die Jagd auf solche Tiere ihre Lebensgewohnheiten bedingte. Aus der Menge der im Sande lebenden Tiere hat sie lebende Muscheln erwählt und ist zu ihrer Überwindung in eigenartiger Weise befähigt. Sie bohrt in die Schale vieler kleiner Muschelarten (wie *Mactra*, *Lucina*, *Tapes*, *Artemia*) ein Loch und frißt sie aus (S. 313). Sie lebt nur in jenen Tiefen, in denen solche Muscheln vorzukommen pflegen, also 2—5 cm unter der Sandoberfläche. Im Hunger überwältigt sie kleinere Artgenossen auf dieselbe Weise.

Es erscheint merkwürdig, daß Muscheln überhaupt überwältigt werden können, die allseitig von einer festen Schale und von den Mantelorganen und den Sinneswerkzeugen an der Einstromöffnung umgeben sind. Und doch sind allein 4 Eroberungsweisen bekannt, die von den Muschelfeinden benutzt werden, um den Burgbewohner lebend zu überwinden:

1. indem die Feinde den Tonus der Schließmuskeln überwinden durch stärkere tonische Muskelverkürzung: Seesterne (vgl. S. 16),

2. indem sie die Muscheln ganz verschlucken und im Magen ausdauen oder zertrümmern (?): *Bulla*[2]),

3. indem sie die Muscheln anbohren und auffressen: *Natica*, *Sycotypus caniculatus*[3]), *Purpura haemastoma*[4]), *Urosalpinx cinerea* (Oyster drill)[5]) und vielleicht noch mehr;

4. indem sie die Muscheln mittels eines Zahnes am Peristom aufbrechen: *Murex fortispina* preßt die Muschel zwischen Operculum

---

1) Nach Gould, in: Rep. invert. anim. Massachusetts, p. 232 soll *Natica* auch tote Fische und andere angespülte Leichen verzehren. (Zit. nach Jordan, Vergl. Physiologie, Jena 1913, Vol. 1, p. 267.)

2) Johnstone, Einleitung in die Conchyologie, Stuttgart 1853, p. 346.

3) Mendel and Bradley, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17. — Colton, How Feelgur and Sycotypus eat Oysters and Clames, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 60, p. 3.

4) Simroth, H., in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890, p. 287.

5) An der nordamer. Ostküste.

und Peristom ein. Lassen die Schließmuskeln der Muschel nach, so schiebt sich der Zahn zwischen die Schalen und hält sie offen.[1])

2. Detritus- und Schlammgründe.

Steigt man aus den höheren Zonen ziemlich reinen Küstensandes hinab ins Meer, so kommt man an Detritus- und Schlammgründe in Tiefen von 20—40 m.[2]) Das ist ein Grundgemisch von grobem Sand, Schlamm, Detritus. Hierher sinken eine Fülle toter Organismen dauernd hinunter, Strömungen treiben hierher von den Küsten Verwesendes. Hier lebt *Pleurobranchaea meckelii* (ein gutes buntes Habitusbild zeichnet Vayssière, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 8, tab. 15).

Im Aquarium verkriecht sich *Pleurobranchaea* gelegentlich flach im Sande; dann sitzen mehrere in Nestern beisammen beim Fortpflanzungsgeschäft. Es sind ungemein zähe Tiere, die nach etwas Hungern auf Kommando fressen, Operationen gut vertragen, leicht zu bekommen sind, besonders im Frühjahr. Dazu ihr klarer Körperbau, die großen Mitteldarmdrüsenzellen: all das macht sie zu sehr geeigneten Versuchstieren.

Pleurobranchaea ist ein typischer Fresser nur toten Fleisches, der alles tote Fleisch verschlingt, das sein Kopflappen berührt.[3]) Ich habe sie mit verschiedenem Fleisch füttern können. Aber Algen (Ulva, Posidonia) nehmen sie selbst im größten Hunger nicht, ebenso keine reine Cellulose, wie viele Versuche zeigten. Am leichtesten ist sie mit einer aufgebrochenen *Mactra* zu füttern. Sie wird zu dem Zweck in flache Glasschalen gesetzt, so daß ihr Körper eben mit Seewasser bedeckt ist. Dann werden die *Mactra*-Hälften in die Nähe des Mundes gebracht oder *Pleurobranchaea* mit dem Kopflappen daraufgesetzt. Dieser ausgefranste Kopfteil tastet den Gegenstand ab; alsbald stülpt sich der Rüssel hervor, und ein schnelles Fressen beginnt.

Ich glaubte, daß die Säure der Vorderdarmdrüse vielleicht bei dem Nahrungserwerb eine Rolle spielen könne. Deswegen tat ich *Pleurobranchaea* 2 Tage mit 3 lebenden Muschel-Arten (*Mactra*, *Ar-*

1) Simroth-Bronn, Vol. 2, Prosobranchier, p. 545, nach François.

2) Vgl. Lo Bianco, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 13, 1899, p. 451.

3) Enriques, P., Il fegato dei Molluschi, ibid. Vol. 15, 1901, p. 367, gibt nur kurz als Nahrung Fleisch von Fischen und Krebsen an; Pflanzen wurden verweigert.

temia, *Lucina*) zusammen. *Pleurobranchaea* legte meist den Kopflappen unter eine Muschel, die sich allmählich daran gewöhnte und ruhig ihre Schalen öffnete. Es war selbst nach mehreren Tagen keinerlei Reaktion zu bemerken.

Bei frischgefangenen Pleurobranchaeen fand ich alles Mögliche tote Fleisch im Kropf: Eier von *Aplysia* massenweis, Sepieneier, ein großes ausgezacktes Mantelstück von *Aplysia* (4 cm lang), eine kleine *Pleurobranchaea* (vgl. S 23).[1])

3. Steinige Küste, Posidoniawiesen, Korallinensecchen.

Der dritte Jagdgrund besteht aus Erhebungen im Meere von zweierlei Art. Erstens die Posidoniawiesen. Diese erheben sich bis zu 20 m unter dem Meeresspiegel; sie bestehen aus Sand und Schlamm und sind zumeist mit der Alge Posidonia bewachsen. Hier trifft man Holothurien, viele Schnecken, viel Taschenkrebse, Seepferdchen, Seenadeln.

Und zweitens sind es die „Korallinensecchen“ [2]), ebenfalls Erhebungen im Meere, aus einem Kern von Klippen der Lava oder anderem vulkanischem Gestein. Sie sind besetzt mit Korallenalgen, größtenteils Lithothamnium, Lithophyllum in einer Tiefe von 30 bis 100 m.

Daneben kommen die steilen, felsigen Küsten in Betracht mit ihrem Algenüberzug, den Schnecken, Krebsen usw.

Hier leben 2 der untersuchten Arten: *Tritonium* und *Murex*.

Tritonium cutaceum ist eine kleinere Form von nur 8 cm Schalenhöhe. Sein größerer Bruder ist das bekannte Tritonshorn, *Tritonium nodiferum*, von 26—45 cm Schalenhöhe.

Beide Arten sitzen ziemlich träge mit dem Fuß festgesaugt auf dem Felsen oder dem Sande. Die mächtige Wölbung der Schale von *Tr. nodiferum* ist dabei wie eine Schutzglocke um seine Weichteile gehüllt. Der Rand dieser Glocke ist 8mal ausgebuchtet und ist so mit 9 ziemlich scharfen Spitzen bewehrt. Sitzt *Tritonium* dem Fels an — oder im Aquarium der Glasscheibe —, so ist der Rand vielleicht 2 cm erhoben, so daß der Fuß von der Seite eben zu sehen ist. Wird der Fuß von irgendeinem Gegenstande berührt,

---

1) Vayssière, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 12, fand Anneliden, Ostracoden im Kropf.

2) Vgl. Lo Bianco, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1899, Vol. 13, p. 452.

einem Tier oder z. B. einem Bleistift, so reißt *Tritonium* mit mächtigem Ruck das Gehäuse nach vorn und gegen den Boden, so daß die Zacken mit lautem Krach gegen die Glasscheibe schlagen und der berührte Gegenstand festgehalten oder zermalmt wird. Man kann oft am Tage diesen Krach hören.

Sitzt das Tier in Ruhe auf dem Sande, so hat es den Fuß tief darin vergraben. Die Zacken sind etwas in den Sand gebohrt. Als erste Zacke des Randes ist ein ca. 5 cm langes Stück emporgefaltet und erhebt sich damit etwa $4^1/_2$ cm über den Sand. In dieser Schalenverlängerung steckt der Sipho, eine Verlängerung der Mantelhöhlendecke. Trotzdem das Tier im Sande fest vergraben ist, kann es durch den Sipho atmen. So sitzt es bei seiner tagelangen Verdauungsruhe.

Scheint helles Licht ins Aquarium und lasse ich einen Handschatten auf den Sipho fallen, so zieht sich dieser sofort ein Stück zurück: Schattenreflex. Kriecht das Tier nun weiter, so wird der Sipho vorangetragen, die ganze Schale bis 8 cm über den Boden erhoben, die beiden, wohl 6 cm langen Fühler vorausgestreckt: so kriecht es ziemlich schnell.

Über Nahrung von *Tritonium* ist bereits geschrieben worden. Semon hat angegeben[1]), daß *Tr. nodiferum* zahlreiche Holothurien verschlungen habe; so wurde eine *Hol. poli* von 21 cm Länge von einem *Tr. nodiferum* von 28 cm Länge verzehrt; desgl. ein *Asterias*; beide binnen 4 Stunden.

Ich kann diese Angabe nicht direkt bestreiten; sie trifft aber vielleicht nicht zu allen Jahreszeiten zu. Ich habe im Mai folgenden Versuch gemacht. Mit einem großen *Tr. nodiferum* wurden 4 Wochen zusammengesetzt: 6 *Holothuria tubulosa*, 1 Ophiuride, 3 Seeigel, 2 Seesterne, 1 *Synapta*. *Tritonium* hat nicht ein einziges dieser Tiere gefressen, weder lebend noch tot; es kroch wiederholt über die Echinodermen hinweg. Sobald ich dann eine tote *Sepia* hinzutat, kam *Tr. nodiferum* ziemlich schnell angekrochen und fraß lebhaft. Unten im Schauaquarium wurden die großen Tiere von Prof. Cerutti auch mit toten Sepien oder *Loligo* gefüttert.[2]) In Einzelhaft gingen beide Arten auf keinen toten oder lebenden Krebs (*Carcinus*).

1) In: Biol. Ctrbl., Vol. 9, 1890, p. 90.

2) Doch sagt der „Führer durch das Aquarium der zool. Stat. zu Neapel (Leipzig 1912), p. 97, daß *Tr.* „mit Begierde Muscheln fresse, einmal verzehrten 6 Tritonien in wenigen Tagen 10 kg Miesmuscheln". Ich

Das gleiche Ergebnis wie mit *Tr. nodiferum* hatte ich mit *Tr. corrugatum*: sie fraßen keine Stachelhäuter, wohl aber tote Loligos. Aus diesen Gründen will es mir fraglich scheinen, ob Stachelhäuter zu allen Zeiten die Hauptnahrung dieser beiden Arten von *Tritonium* sind.

Recht übereinstimmend mit *Tritonium* ist das Leben von *Murex trunculus* und *brandaris*. Sie leben näher der Küste an Felsklippen, auf steinigem Grunde, von der Brandungszone bis zu 10 m Tiefe, da, wo viele Krabben vorkommen. Auch trifft man sie auf Posidoniawiesen; beides ist wichtig für ihre Ernährung.

Es sind gemeine Tiere, die man leicht zu Hunderten haben kann. Das macht sie für physiologische Zwecke geeignet.

Ihr Gehäuse ist mit Stacheln bewehrt: die Formen an der Küste, in der Brandung haben kurze, kräftige, stumpfe Stacheln; die Tiere aus der Tiefe haben lange, spitze Stacheln.[1]) Im Aquarium sitzen sie als ein stachelig bewehrter Haufen in einer Ecke zusammen; sie geben das Bild eines Igels; eine Abwehrmaßregel?

Kann man bei *Natica* negative Photaxis wahrnehmen, so zeigt *Murex* positive. Es ist erstens leicht zu beobachten, wie der große *Murex*-Haufen von ca. 60 Stück immer an der hellsten Ecke des Aquariums sitzt. Ich habe dann die Lichtseite des Aquariums durch ein aufgelegtes Brett und vorgeklebtes Schwarzpapier verdunkelt: von den 60 Stück waren nach 2 Minuten 2 auf der Lichtseite, nach 20: 8, nach 60: 12. Nach 4 Stunden: 20, nach 6 Stunden: 49 usw.; nach 8 Stunden: alle. Sie kriechen an der Scheibe empor mit vorausgestrecktem langen Sipho, bis dieser aus dem Wasser emporragt. Dann spritzen sie einige große Tropfen Wasser aus dem Sipho aus und lassen sich herunterfallen, um an anderer Stelle wieder emporzukriechen; da oben am meisten Licht ist, so scheint mir dies ein Kriechen zum Licht zu sein, vielleicht damit zu besseren Sauerstoffverhältnissen.

Dafür spricht auch noch folgender Versuch. 30 Tiere sitzen wie gewöhnlich in der Nacht in einer Ecke. Eine starke elektrische Lampe von etwa 20 Kerzen wird in der entgegengesetzten Ecke dicht über dem Wasserspiegel angebracht; ein Schirm darüber, so

habe das nicht beobachtet. Es ist leider unbekannt, wie sie diese Muscheln bezwingen.

1) Nach Angabe des Herrn Dr. Gast, Neapel.

daß ein Kreis von 50 cm Durchmesser auf dem Boden des Aquariums beleuchtet ist mit abnehmender Lichtstärke nach dem Rande zu. Die Schnecken sind 60—70 cm vom Licht entfernt, damit außerhalb des Lichtkreises. Bald kommen von allen Seiten *Murex* angekrochen: den Sipho und die Fühler weit vorausgestreckt kriechen sie gerade auf das Licht zu. Sind die Tiere in den Lichtkreis hineingelangt, so bewegt sich wie spürend der Sipho nach allen Seiten. Kommen sie vom Lichtweg ab, so scheinen sie es zu empfinden und biegen im Winkel wieder aufs Licht zu; meist geht es ganz gerade. Bald kriechen 5 Schnecken an der Glaswand empor, immer näher der Lampe; diese strahlt aber wegen des Schirmes nur bis hart über den Wasserspiegel. Bald wandern sie übers Licht hinaus in die Dunkelkeit hinein; sofort kriechen sie etwas zurück und strecken den Sipho und die Fühler dem Lichte zu; dabei nehmen sie eine ganz andere Stellung ein als sonst. Die Anzahl der lichtgereizten Tiere war folgende:

Zeit in Minuten	5	10	20	30	40	50	60	70	80
Anzahl	1	3	5	5	12	16	17	19	24.

Ich habe den Versuch wiederholt gemacht, immer mit dem gleichen Erfolge.

Welche Bedeutung die Phototaxis im Leben dieser Tiere hat, ist schwer zu sagen. Vielleicht hängt sie mit dem Sauerstoffbedürfnis zusammen: während *Natica* nach kurzer Zeit bei aussetzender Seewasserdurchspülung stirbt, kann sich *Murex* lange ohne Spülung halten. Vielleicht liegt das daran, daß *Natica* im Sande vergraben lebt, wo der Sauerstoffumlauf geringer ist als an der Oberfläche des bewegten Wassers, wo *Murex* sitzt. Diese Gegenden sucht *Murex* stets auf. Im ganzen scheint mir die Phototaxis die Regel und die negative die zu erklärende Ausnahme zu sein.

Die Phototaxis schließt nicht aus, daß die Tiere gelegentlich, wenn auch selten sich im Sande vergraben können; sie strecken dann den langen Sipho aus dem Sande heraus. Dieser ist als lange Ausfaltung der Mantelhöhlendecke von einem dornartigen Halbrohr umschlossen, einem Fortsatz der Schale.[1])

Die Bedeutung der Schalenstacheln hat V. Bauer[1]) zu klären versucht. Er gibt an, daß *Asterias glacialis* einen *Murex*

1) v. Bauer, in: Internat. Revue Hydrobiol., Vol. 6, 1913, p. 35, irrt wohl, wenn er annimmt, daß der Rüssel „in dem langen, der Schneckenschale gegenüberliegenden Fortsatze stecke".

deswegen nicht fressen konnte, weil er seinen Magen nicht über die Stacheln stülpen konnte. Während meiner vielmonatlichen Arbeit an *Murex* habe ich zufällig 3—4mal *Asterias glacialis* mit *Murex* in einem Becken zusammengehalten; dabei habe ich mindestens 3mal beobachtet, wie *Asterias* einen *Murex* fraß (leider bevor ich die Arbeit von Bauer las; deswegen habe ich dem Vorgang keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt; er muß weiter untersucht werden).

Doch sah ich folgendes: *Asterias* kriecht über die Schnecke hin, bis die Mundöffnung sich am Gehäuse befindet. Dann packen die Saugfüße im Umkreise des Mundes an dem Schalendeckel (Operculum) — soviel ich sehen konnte — an, indem der Seestern sich apicalwärts krümmt. Einmal zog *Asterias* von 9 Uhr abends bis 11 Uhr morgens; endlich hatte der Zug des Seesterntonus den Tonus der Schnecke überwunden. Dann ward die Schnecke aus ihrem Gehäuse herausgeholt und vom Magen überstülpt. Vielleicht kann nur ein Seestern einen *Murex* fressen, denn nur ein so starker Tonus, wie jener ihn besitzt, vermag den starken der Schnecke zu überwinden (ähnlich beim Muschelfressen). Der Tonus wird überwunden nicht durch ruckweise Kraft, sondern durch stetig wirkenden Zug.[1])

Murex brandaris und *trunculus* sind oft für Pflanzenfresser gehalten worden. Leunis gibt an, sie seien Räuber auf Mollusken. Ich habe sie zunächst wiederholt mit Posidoniabüscheln und Ulva lactuca zusammengehalten, habe aber nie ein Fressen beobachtet. Dann habe ich sie in Einzelhaft mit lebenden und toten Schnecken, Muscheln, Holothurien, Fischen, *Sepia*, zusammengesetzt: nur einmal sah ich nach langem Hungern einen Angriff auf eine tote *Tapes*, was mir ein Gelegenheitsfraß zu sein scheint. Lebende Muscheln wurden nie angegriffen. Dagegen habe ich mehrere hundert *Murex trunculus* und *brandaris* zu jeder Zeit leicht mit toten *Carcinus* füttern können; auf lebende Krebse gingen sie nie. Es scheint sich also hier um einen Nahrungsspezialismus zu handeln (seine vermutliche Bedeutung s. S. 69).

Ich legte in die Mitte des Aquariums einen toten *Carcinus*, an den Rändern des Beckens saßen viele *Murex*. Schon nach einigen

1) Vgl.: Herm. Jordan, Tonusarbeiten. — Auch Ludwig-Hamann erwähnen in Bronn's Klass. Ord. (Leipzig, 1899), *Murex* als Beute der Seesterne.

Minuten kamen 3—4 Stück auf die Beute losgesteuert, meist nicht gerade, aber sichtlich angelockt.

4. Plancton.

Das vierte Jagdgebiet ist das Plancton. Ich habe aus ihm absichtlich einen Vertreter entnommen, weil es mir wahrscheinlich war, daß hier die Ernährungsart besonders sein müsse; kennen wir doch schon sehr merkwürdige Nahrungsaufnahmen von *Janthina*[1]) und Pteropoden.[2]) Das hat sich aber für *Pterotrachea* nicht bestätigt.

Ich habe die Heteropode *Pterotrachea* gewählt, weil sie groß und leicht zu bekommen ist. Sie ist eine glashelle Schnecke, die im Plancton von der Oberfläche bis 1000 m Tiefe vorkommt: pantoplanctonisch. Besonders im Frühjahr ist sie ziemlich häufig; ich habe fast täglich 1—2 Stück bekommen können, die man in besonderen Becken wohl 24—30 Stunden lebend erhalten kann: auf der Loggia wurde gegen das Licht ein Tisch, darauf eine Bank aufgestellt; darauf kamen 2 Planctongläser, wie sie die Station auf schwarzem Holzbock liefert. Sie werden mit leisem Wasserstrahl dauernd durchspült; das Wasser läuft ab durch einen Heber. So läßt sich gut beobachten, da man gegen das Licht sehen kann.

Die Tiere schwimmen dauernd in anmutigen Schlängelbewegungen durch die schmalen Becken. Sie liegen auf dem Rücken, die Fußflosse nach oben, den Rüssel zurückgelegt, die großen Augen voran. Die Bewegung wird hervorgerufen (vgl. Fig. G) 1. durch das Schlängeln des ganzen Körpers, 2. durch die schraubenförmige Bewegung der Fußruderplatte, 3. durch den Schwanz, das herzförmig auslaufende Hinterende: zwei horizontal gestellte kleine Lappen, die als Ruderplatten wirken wie beim Delphin. Der Schwanz wird als Steuer, dann aber auch zur Fortbewegung gebraucht, doch meist nur zur plötzlichen, besonders schnellen. Einem Tier fehlte der Schwanz: es schwamm ziemlich unbeholfen. Alle 3 Bewegungsorgane bedingen eine große Bewegungsfreiheit.

Ich habe *Pterotrachea* oft mit einem Glase Plancton zusammengebracht, das von größeren Formen wesentlich aus kleinen Crustaceen, Siphonophoren (*Diphyes*) und Salpen bestand. Ich konnte nie beobachten, daß *Pterotrachea* davon gefressen hätte. Nur die kleinen

1) Simroth, H., Acephalen und Gastropoden, in: Ergeb. Plankton-exped., Vol. 2, du. e. 1895—1896.

2) Steuer, Planktonkunde, Leipzig, 1910, p. 633.

Anneliden, wie *Heteronereis*, wurden gern aufgenommen; meist dauerte es recht lange, bis *Pterotrachea* den Wurm fand. Auch andere Borstenwürmer, auch kleine Stückchen Fischfleisch wurden im Notfall genommen. *Pterotrachea* ist ein echter Räuber, der alles Fleisch bei Berührung mit dem Rüssel gleich anraspelt, z. B. den Finger eines Menschen. So halte ich es für sehr möglich, daß er sich auch von Pteropoden und anderen pelagischen größeren Tieren ernährt, soweit sich diese nicht erfolgreich wehren.[1])

Fassen wir die gelegentlich gewonnenen Ergebnisse kurz **vergleichend** zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Es kommen für uns 4 Jagdgebiete in Betracht, denen die Jäger in besonderer Weise angepaßt erscheinen:

a) Das Sandinnere — Beute: Muscheln — Jäger: *Natica.*

b) Schlamm, Detritusgründe — Beute: tote Weichtiere und anderes Aas — Jäger: *Pleurobranchaea.*

c) Steinige Küste, Korallinensecchen, Posidoniawiesen — Beute: Holothurien, Krabben, tote Cephalopoden — Jäger: *Tritonium*, *Murex.*

d) Plancton — Beute: Planctonwürmer, planctonische Gastropoden — Jäger: *Pterotrachea.*

2. Die Schnecken sind wie die meisten Tiere ausgerüstet mit der Fähigkeit zum Nahrungsunterscheiden; zu erkennen an der Tatsache, daß sie nur bestimmte Nahrung nehmen: sie sind Nahrungsspezialisten.

a) Sie haben ausgesprochene Gewohnheit auf Fleisch, nehmen Pflanzen gar nicht: Alle.

b) Sie fressen lebende Muscheln: *Natica*; oder andere lebende, zuweilen auch tote Tiere: *Pterotrachea*,

c) oder sie fressen jedes Aas: *Pleurobranchaea*,

d) oder als Aasspezialisten: *Tritonium* für Cephalopoden (Echinodermen?) — *Murex* für Krabben.

Spezialismus bei Gastropoden ist bisher bei *Limax* und anderen Pulmonaten (*Testacella*) bekannt[2]), die aber im Notfall auch anderes als das Gewohnte nehmen sollen. Wichtig für die Beziehungen von Nahrungsaufnahme und Bau ist die Tatsache, daß die Raublungenschnecken Spezialisten auf Lumbriciden und Gastropoden sind.[3])

1) Vgl. Steuer, Planktonkunde (Teubner, Leipzig), p. 634.
2) Stahl, E., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 22, 1888, p. 55 ff.
3) Simroth-Bronn, Vol. 3, Abt. 3, p. 362.

3. Gemäß ihrer Lebensweise scheinen sich die untersuchten Tiere verschieden auf Licht einzustellen:

a) Sie können alle Licht wahrnehmen;

b) sie fliehen das Licht: negative Phototaxis: *Natica* als Sandbewohner;

c) sie suchen das Licht: positive Phototaxis: *Murex.*

4. Ein Schatten zeigt den Feind an: daher zuckt bei Beschattung zusammen:

das ganze Tier bei *Natica,*

das Vorderende des Siphos bei *Tritonium.*

Angaben über Phototaxis und Schattenreflex bei Gastropoden liegen bisher wenig vor: *Litorina rudis* wählt stets das Dunkel; man kann ihr den Weg durch Schatten vorschreiben und sie so bestimmte Wanderungen ausführen lassen.[1]) — Die Angaben für *Limax* und *Planorbis* lauten entgegengesetzt.[2]) — *Helix* zuckt bei plötzlicher Beschattung mit Fühlern und Kopf zusammen.[3])

Meine gelegentlich gemachten Beobachtungen können nur dürftig sein und verlangen besondere, planmäßige Weiteruntersuchung.

2. Kapitel.

Nahrungserwerb und seine Sinne, Nahrungsaufnahme.

Die Nahrung muß (bei unseren Tieren) empfunden werden, um aufgenommen werden zu können, sie wird also durch besondere Sinnesorgane bemerkt. Dann beginnt die Nahrungsaufnahme: das Hereinbringen der Nahrung zu dem Ort, an dem sie verdaut werden soll.

Nahrungsfang und seine Sinne sind selten beobachtet worden: die Organe der Nahrungsaufnahme (Pharynx, Radula) sind oft Gegenstand systematischer Untersuchungen zu Klassifikationszwecken gewesen.

---

1) Driesch, H., Heliotropismus der Hydroidpolypen, in: Zool. Jahrb., Syst., 1890, p. 147, und Bohn, H., Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière, Vol. 1, Institut gén. psycholog., 1905.

2) Graber, V., Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinns der Tiere, Prag u. Leipzig, 1884. Gegen Willem, V., La vision chez les gastéropodes pulmonées, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 112, p. 4.

3) Nagel, W. A., Beitr. z. Kenntnis d. Lichtsinnes augenloser Tiere, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, 1894.

Die wichtigsten Unterschiede ergeben sich bei vergleichender Betrachtung in der Art, die Nahrung aufzunehmen. Deswegen teile ich dieses Kapitel nach den 5 Haupttypen der Nahrungsaufnahme.

H. Jordan unterscheidet in seiner „Physiologie wirbelloser Tiere“ [1]) zwischen 3 Haupttypen der Nahrungsaufnahme: Strudler, Schlinger, Sauger. Ich möchte noch 2 weitere Typen hinzufügen: Kratzer und Tiere mit Ernährung nur durch gelöste Nahrung.

1. Die Strudler.

Strudler sind Tiere, die sich kleine Nahrungsteile durch Herbeistrudeln verschaffen.

Zu ihnen gehören keine der von mir untersuchten Formen. Ich führe aus der Literatur 2 Fälle hier an: 1. die Thecosomen unter den Pteropoden; sie wirbeln durch Flimmern die Kleinlebewesen des Planctons in den Mund; [2]) interessanterweise haben sie kurze, verkümmerte Fühler; die Gymnosomen dagegen, die sich durch Greifen mit Saugnäpfen und Schleimfäden ernähren, haben ansehnliche Fühler. — 2. Auch *Limnaea* kriecht an der Wasseroberfläche, senkt den vorderen Teil der Kriechsohle, sammelt dort durch Wimpern Organismen und frißt sie auf. [3])

2. Die Schlinger.

Unter Schlingern verstehe ich solche Tiere, welche die Beute nur ganz, unzerlegt in sich hineinbringen können, die also nicht oder nur sehr primitiv imstande sind, die Beute zu zerlegen. Diese Aufnahmeart hat den Vorteil, sehr große Beute durch starkes Erweitern der Aufnahmeorgane schnell verschlingen zu können, hat den Nachteil, auf Nahrung verzichten zu müssen, wenn die Beute zu groß ist, und den Fermenten eine sehr kleine Nahrungsoberfläche zu bieten.

a) *Pleurobranchaea.* Setzt man das Tier (wie oben geschildert) in ein flaches Gefäß mit Seewasser, so kriecht es planlos umher, beachtet die in seiner Nähe befindlichen aufgebrochenen Muscheln gar nicht. Wie zufällig stößt es dann mit seinem aus-

1) Jordan, H., Vergl. Physiologie Wirbelloser, Jena, 1913, p. 642.
2) Lohmann, H., Über den Reichtum des Meeres an Plankton, in: Wissensch. Meeresunters. (N. F.), Abt. Kiel, Vol. 7, 1902.
3) Steuer, A., Planktonkunde, Leipzig, 1910, p. 633.

gefransten Kopflappen nach vielem Umherirren auf eine Muschelhälfte. Sorgsam tasten die Fransen des Kopflappens die Nahrung ab. Auch Brehm [1]) nimmt an, daß dieser Kopflappen als Tastwerkzeug und die „Fühler" als Geruchsorgan dienen. Jetzt setzt sich der mächtige Pharynx in Bewegung. Eine genaue Beschreibung seiner Form und Mechanik werde ich später vorlegen; hier folgen zunächst die wichtigsten Grundzüge, die zum Verständnis des Fressens eben notwendig sind.

Der unmittelbar arbeitende Teil sind die Wände der Pharynxhöhle mit der Radula. Die Höhle hat ovalen Querschnitt; ihre Seitenwände sind ausgekleidet wie mit einer Tapete von der gewaltigen Radula, deren gegen 7500 Zähne von vorn-unten nach hinten-oben gerichtet sind.[2]) Die Hinterwand ist ohne Zähne; hier schließt ein ovales Polster aus Knorpel ab. Die beiden Kiefer [2]), zu beiden Seiten der Pharynxhöhle gelegen, haben wohl keinen unmittelbaren Anteil an der Nahrungsaufnahme; jedenfalls können sie die eingebrachte Nahrung nicht abschneiden. Sie liegen in den Muskelbändern, die sich um sie bewegen und an sie anheften; nur der vorderste Rand steht ein wenig frei.

Die Höhle hat einen Eingang und einen Ausgang: vorn der Eingang ist schlitzförmig, die Radula geht etwas über den Eingang hinaus und schlägt dann auf den Außenrand um. Sie schlägt aber nicht nur nach unten um (wie bei *Helix*), sondern auch nach rechts und links; das ist wesentlich. — Der Ausgang der Pharynxhöhle ist eine Öffnung in der Höhlendecke, durch die man in den Ösophagus gelangt; er liegt in der hinteren Hälfte der Höhlendecke.

Die Wände der Pharynxhöhle sind der eigentliche Fangapparat. Muskeln bewegen ihn in der Vorbewegung so: die vorn am Eingang nach unten, rechts und links etwas umbiegende Radula wird weiter nach außen gezogen, indem sie wie eine Jalusie nach unten, rechts und links abgerollt und umgeschlagen wird. So muß die Höhle nach außen gestülpt werden, wie man einen Handschuhfinger umstülpt, bis die Hinterwand, das Polster vorn, frei nach außen liegt. Das ist der Höhepunkt des Vorstoßes.

Das Polster aus Knorpel wird jetzt gegen das Objekt, z. B. ein

1) Brehm's Tierleben, 3. Aufl., Vol. 10, p. 310.

2) Vayssière, Monographie des Pleurobranchidés, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 12, p. 33: Die Radula mißt im Höchstmaß: Länge 32 mm, Breite 21 mm. Er beschreibt die Stellung und Form der Zähne und Kiefer ohne jede Arbeitsdeutung.

Stück Fleisch, gedrückt. Dann beginnt die Rückbewegung: das Polster wird zurückgeführt, dadurch die Radula zurückgekrempelt; indem sie wieder in der Höhlung verschwindet, packen ihre Zähne beim Umbiegen das Fleisch von unten, rechts und links an, eine Zahnreihe hinter der anderen. Dadurch wird das Fleisch an 3 Seiten hineingezogen. Die Stellung der Zähne auf der Radula bedingt es, daß das Fleisch in der Pharynxhöhle zugleich von unten nach oben gedrückt wird. Wir haben also 2 Richtungen: von unten nach oben und von vorn nach hinten; das Fleisch geht die Diagonale. — Jetzt ist die höchste Einstülpungslage erreicht, die Höhle ist mit Fleisch ausgefüllt, das durch die Stellung der Zähne gegen die Decke der Höhle gedrückt wird. Jetzt verbreitert sich die Decke etwas, der Ausgang wird geöffnet, der Grund hebt sich und schiebt die Nahrung in den Ösophagus. Die Zähne der Radula sind bekanntlich gebogene Haken,[1]) die beim erneuten Vorschieben glatt an der Nahrung vorbeigleiten, um bei der erneuten Rückbewegung wieder einzuhaken. — Durch die Körperhaut sind die gewaltigen Würg- und Schlingbewegungen, dann die Peristaltik des Vorderdarmes zu sehen. Schneidet man einem Tier die Rückenhaut auf, so reizt man damit die Pharynxnerven, die Bewegungen sind dann noch besser zu beobachten.

Das Grundsätzlich-Wichtige bei dieser Maschinenbewegung ist: es arbeiten 1. der Boden der Pharynxhöhle, 2. die beiden Seitenwände rechts und links. Dadurch wird also jeder Körper von unten, von rechts und links gepackt und hineingezogen, wie durch 3 Zahnräder, die sich gegeneinander bewegen und so alles mitreißen.

Was leistet diese Maschine? Dieser Pharynx wirkt als Greiforgan, nicht wie ein Schabe- oder Kratzwerkzeug. Zum Beißen ist eine Radula immer untauglich; zum Schaben oder Kratzen fehlt die entgegengerichtete Kraft, welche die Beute festhält (vgl. S. 24). Wenn *Pleurobranchaea* ein Organ zum Festhalten der Beute hätte, so würde sie leicht von großen Fleischstücken, die es festhält, abschaben können; die Stücke würden dann zugespitzt von unten, rechts und links wie ein Bleistift. Das kann aber *Pleurobranchaea* nicht. Wenn sie z. B. tote Artgenossen frißt, so muß sie diese ganz verschlingen oder den Fraß aufgeben. Man kann daher oft im Aquarium eine tote *Pleurobranchaea* liegen sehen, deren Fuß

1) Abbildungen bei VAYSSIÈRE, a. a. O., Vol. 12.

oder Teile des Rückens zu einem Strick von etwa 1 cm Durchmesser zusammengedreht sind; diese Fleischwurst ist dann oft 5—8 cm lang. Hier hat eine andere *Pleurobranchaea* angefressen, hat das Fleisch hineingewürgt, bis es innen keinen Platz mehr hatte. Abbeißen kann sie nicht, bleibt also nichts übrig, als den Fang fahren zu lassen, was durch völliges Ausstülpen des Pharynx, damit Zurseiteschlagen der Radulahaken und Zurückkriechen auch gelingt.

Sonst wird das Fleisch mit großer Geschwindigkeit in den Kropf geschoben. Zum Ausfressen einer *Mactra* braucht *Pleurobranchaea* nur 2—3 Minuten. Dadurch ist sie befähigt, große Beute schnell aufzunehmen und dann lange Zeit davon zu leben. Die mit einem Male aufgenommene Nahrungsmenge ist die größte bisher bei Gastropoden beobachtete: eine große *Pleurobranchaea* hatte eine etwas kleinere vollkommen verschlungen; zu einem Knäuel zusammengedreht und -gepreßt lag die kleine im Kropf der großen. Die große wog ohne Beute 68 g, die kleine tote 27 g. Also wog die Beute fast die Hälfte des Räubers!

b) Dem Unglück, die Beute aufgeben zu müssen, entgeht *Pterotrachea*. Die Nahrungsaufnahme wird wohl vor allem durch den Berührungsreiz am Pharynx veranlaßt.[1]) Trotz des kleinen Beckens, trotz der vielen Nahrung fand *Pterotrachea* die Beute nur, wenn sie diese mit dem Munde berührte; hier beschreibt auch Leuckart[2]) ein sehr hohes Cylinderepithel mit starker Cuticula, auf dieser Sinnesborsten.[3])

Die lebenden *Heteronereis* werden meist in der Mitte angepackt, zappeln heftig, werden aber festgehalten. „Beim Hervorstrecken der Zunge klappen sich die Seitenzähne zangenähnlich auseinander und werden beim Einziehen wieder zusammengeschlagen; mittels dieser Greifbewegung werden kleinere Seetiere erfaßt.“[4]) *Pterotrachea* läßt nicht los, sondern schlingt so sehr, daß die beiden Enden von *Heteronereis* sich zusammenlegen und der Wurm so ganz eingeschlungen

---

1) Cohnheim, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 80, 1912, gibt auch noch den Buckel am Kopf an. (Leider sah ich die Arbeit erst nach meinem Neapler Aufenthalt.) Merkwürdig wäre es, wenn die Augen, die so sehr groß sind, beim Nahrungsuchen keine Rolle spielten.

2) Leuckart, Zoolog. Untersuchungen, 1854, Heft 3.

3) Boll, Fr., Histologie des Molluskentypus, in: Arch. mikrosk. Anat., Supplement 1869, p. 59.

4) Claus-Grobben, Lehrb. d. Zoologie, 7. Aufl., 1905, p. 608.

wird. Dabei ist *Heteronereis* 2,7 cm lang, *Pterotrachea* nur 6,6 cm. Auffallend ist wieder die Geschwindigkeit: diese große Beute von $^1/_3$ der eigenen Länge wird in 10—20 Minuten hinuntergeschlungen.

Pterotrachea besitzt keinen Rüssel (im Sinne der Prosobranchier), sondern einen rüsselartig verlängerten Vorderleib mit dem großen Pharynx vorn daran (dieser ist rot: wahrscheinlich von Hämoglobin analog *Paludina*, *Sycotypus* [1]) usw.). Die Bewegung der Radula beschreibt Gegenbaur [2]): „Die Zähne sind säbelförmig, mit scharfer Spitze, und am Rande der Radula in der Art eingelenkt, dass beim Hervorstrecken der Reibplatte sie sich aufrichten, weit nach aussen sich umschlagen und erst beim Rückziehen sich wieder platt auf die Radula legen. Es ist klar, dass auf diese Weise ein sehr intensiv wirkender Fangapparat zustande kommt, der nur schwer das einmal zwischen seine Haken gerathene wieder loslässt." Einen Kiefer besitzt *Pterotrachea* nicht.

Der ganze Körper ist beim Schlingen in wilder Tätigkeit, er dreht sich um seine Längsachse, schlängelt hin und her, rudert und reißt hin und zurück. Durch dieses Reißen kann *Pterotrachea* auch Teile eines großen Nahrungsbrockens losziehen. So braucht sie ansehnliche Beutestücke nicht fahren zu lassen, kann also auch im Hunger mit größeren Fleischbrocken gefüttert werden.

3. Die Kratzer.

Nur ein kleiner Schritt weiter: die Tiere gehen stets an größere Beute, sie müssen also befähigt sein, Stücke davon abzukratzen und so zerkleinert zu verschlingen. Beim Kratzen üben sie eine Zugkraft auf die Beute aus: die Haken der Radula reißen die Beute zum Tier hin. Deswegen muß eine andere Kraft da sein, die einen Gegenzug vom Tier fort ausübt. Da die meiste Beute beweglich ist, muß dieser Gegenzug vom Tier selbst geleistet werden: deshalb sind Haltorgane ausgebildet, mit denen die Beute festgehalten wird, so wie ein Vogel mit den Klauen festhält und mit dem Schnabel abreißt.

Mir scheinen die meisten Gastropoden zu den Kratzern zu gehören, unter den untersuchten Formen: *Murex*, *Natica*, *Tritonium*.

---

1) Mendel und Bradley, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17.

2) Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig, 1855, p. 142.

Durch welche Sinnesorgane *Murex* ihre Beute findet, kann ich nicht angeben. Jedenfalls besitzt sie (im Gegensatz zu *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*) gute Organe des chemischen Sinnes, um in einiger Entfernung von 40—50 cm sichtlich gereizt zu werden. Sie steuert bald ungefähr auf die Beute zu, im Zickzack, rennt auch daneben, hat aber nach einigen Minuten die tote Krabbe gefunden. Da sie Rüssel und Sipho weit vorausstreckt, ist es möglich, daß hier Sinnesorgane liegen.

Hat *Murex* eine Krabbe gefunden, so kriecht sie auf diese darauf und betastet sie von allen Seiten, bis sie ein geeignetes Loch gefunden hat. Das ist bei *Carcinus* nicht einfach; ich habe wiederholt beobachtet, daß sie lange suchte, endlich das Abdomen etwas heruntergeklappt fand, durch Vorkriechen weiter öffnete und durch den After mit dem Rüssel eindrang. Oder wenn ich der toten Krabbe die Beine ausgerissen hatte, so fand sie durch die Beinlöcher den Eingang, sonst stets durch den After.

Ihre Stellung bei der Nahrungsaufnahme ist sehr verschieden; oft sitzen 2 *Murex* auf einem Krebs. Das Aus- und Abkratzen des Krebses wird durch das Festhalten der Beute sehr unterstützt. In allen Fällen dient der Fuß als Greiforgan. *Murex* saugt sich mit dem Fuß auf der Krabbe so fest, daß sie nicht leicht zu entfernen ist, beim Herausnehmen der Krabbe aus dem Wasser ruhig sitzen bleibt, erst abfällt, wenn sie sich einziehen muß. Vorder- und Hinterfuß umklammern die Beute so, wie wir 4 Finger platt gegen die Handfläche drücken. So sitzt *Murex* 7—8 Stunden an derselben Stelle, dann ist ein kleiner *Carcinus* leer gefressen; die Geschwindigkeit ist also weit geringer als bei den Schlingern.

Der Rüssel wird sehr weit vorgestoßen, so weit, daß er in alle Winkel des Krabbenkörpers hineindringt. Wenn man ihn bei einem toten Tiere ausspannt, wird er ungefähr 23 mm lang.[1]) Diese Länge wird gerade zum Ausfressen eines *Carcinus* normaler Größe genügen; der Krebs ist nach ca. 6 Stunden völlig leergefressen, in keinem Winkelchen sitzt mehr ein Stück Fleisch. Ich dachte zu-

1) Leiblein, Beitr. z. Anat. d. Purpurstachels, in: Ztschr. organ. Physik (Heusinger), Vol. 1, 1827, p. 1, gibt an, daß der Rüssel bis 3 Zoll (gleich 26 mm) lang werden könne. — Sein Bau ist ersichtlich aus der guten Beschreibung des Rüssels von *Buccinum*, die Oswald (in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 119) gibt. Er sagt, der Rüssel von *Murex* sei im Verhältnis zu dem von *Buccinum* klein, hätte aber sonst dieselben Bauverhältnisse.

nächst an Außenverdauung, da aber im Magen sich deutlich abgeschabte Stückchen Krebsfleisch finden, ist *Murex* sicher ein Kratzer.

Das Fressen selbst ist nicht zu sehen; das liegt daran, daß der Kopf in 2 schmalen Lappen endigt; bei der Nahrungsaufnahme wird der Rüssel nach vorn-unten gestoßen und ist von beiden Lappen bedeckt.

Wir haben oben gesehen, wie *Natica* auf dem Sande kriecht, den Vorderfuß wellenartig bewegt, tastend, suchend (S. 8). Hier liegen wahrscheinlich die Organe des chemischen Sinnes, denn die Fühler sind (wie gesagt) rückgebildet. Der Vorderfuß stößt auf dem Sande auf eine daliegende *Mactra*. *Natica* kriecht ein Stück auf die Muschel, diese schließt sich. Jetzt macht *Natica* Anstalten, die Muschel zu umpacken. Kaum hat diese die *Natica* gefühlt, so schließt sie ihre Schale; dann kommt mit einem Ruck ihr Fuß herausgeschnellt, fährt gegen den Sand und schnellt die Muschel wohl 4—6 cm weit dahin; so entrinnt sie dem Feinde. Einmal war sie in eine Ecke des Aquariums geraten. *Natica* kriecht ihr nach, *Mactra* macht wieder 2 Sprünge, fährt aber gegen die Glaswand. Mit dem 3. Sprung endlich kommt sie etwas zur Seite, mit dem 4. aus dem Bereich der Schnecke. Aber meist dauert das nicht lange; in dem kleinen Aquarium hat *Natica* die *Mactra* bald wieder berührt. Jetzt erlahmt die Sprungkraft der Muschel, jetzt wird sie umpackt. *Natica* kriecht ein Stück auf die Muschel darauf, krümmt dann den Fuß nach unten und schiebt so den Hinterfuß unter die Beute. Dann wendet sie sich ein wenig mit dem Vorderfuß zur Seite und hat nun zwischen Mittel- und Hinterfuß die Muschel eingeklemmt, wie wir 4 Finger platt gegen die Handfläche legen. Jetzt gräbt sich der Vorderfuß (wie S. 9 geschildert) ruckweise in den Sand, der Hinterfuß zieht die eingeklemmte Muschel nach. In einer halben Minute sind Räuber und Beute im Sande verschwunden.

So umgreift *Natica* in stets gleicher Weise ihre Beute; so umpackt sie diese auch unter dem Sande. Wenn man schnell aus dem Sande die fressenden Tiere herausnimmt, sieht man sie die Muschel umklammern, wie Schiemenz beschrieben und gezeichnet hat.[1]) Diese

1) Schiemenz, P., Wie bohrt N. die Muscheln an? in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10, 1891.

Jagdweise bestätigt die allgemeine Erfahrung, daß Räuber mit relativer Schnelligkeit und mit Werkzeugen ausgerüstet sein müssen, um ihre Beute einzuholen und festzuhalten (wenn sie nicht Fallensteller sind, zu denen man die Cölenteraten rechnen könnte). Man sollte solche Jäger unter den „Schnecken" nicht vermuten; *Natica* zeichnet sich eben durch besondere Kriechschnelligkeit und Greiffähigkeit aus.

Aber sie kann noch mehr. Um in das Innere der Muschel zu gelangen, muß *Natica* ein Loch in die Schale schleifen. Aus ihrer stets gleichen Stellung beim Umpacken der Muschel erklärt sich, daß das Bohrloch sich stets an derselben Stelle befindet: bei 183 untersuchten Muscheln dicht am Schloß in der Mitte des oberen Buckels (also da, wo am meisten Fleisch sitzt); nur bei 6 ein wenig tiefer, aber nie über die Mittellinie der Schale hinunter.

Die Bohrlöcher von *N. millepunctata* und *hebraea* sind an Größe sehr ähnlich, nur verschieden nach dem Alter des Tieres; der herausgebohrte Körper würde die Form eines ringförmigen Ausschnitts eines Kegels haben und würde also oben einen größeren Durchmesser als unten besitzen. Unter 189 fand ich folgende Größen:

Das größte Loch:	oben	4,5 mm
	unten	2,7
Mittelgröße:	oben	3,7
	unten	2,5
Das kleinste:	oben	1,8
	unten	1,5

Von *N. josephina* sind die Löcher gleichmäßiger groß, da ich Tiere von fast immer derselben Größe bekam und sie nur kleine Muscheln angehen: in der Regel oben 2,5 mm, unten 2,3 mm.

Sehr auffallend ist es, daß unter 9 angebohrten kleineren Artgenossen von *N. hebraea* je 4 und 5 an genau der gleichen Stelle angebohrt werden: 4 dicht oberhalb des Nabels angebohrt, indem der Außenrand der Schale horizontal lag — 5 ungefähr 12—14 mm vom Außenrande etwas seitlich an der letzten Wölbung angebohrt, indem der Außenrand der Schale genau senkrecht stand.

Womit nun *Natica* die Muscheln anbohrt, kann ich noch nicht genau entscheiden. Schiemenz nimmt an, mit einer „Bohrdrüse", die sich an der Ventralseite des Rüssels findet. Dafür spricht: 1. zieht man eine fressende *Natica* flink aus dem Sande, so zieht sie sich schnell in das Gehäuse zurück; gelegentlich ist es

möglich, zu sehen, wie der Rüssel auf der Muschel darauf liegt; dieser ist also sicher beteiligt. 2. Der Durchmesser des Bohrloches stimmt mit dem Durchmesser der Bohrdrüse auffallend überein. — Dagegen spricht: es ist heute noch nicht einzusehen, wie eine solche weiche Drüse eine Schale von oft 3 mm Dicke in 1—2 Tagen durchbohren soll. Schiemenz hat angenommen, daß H_2SO_4-Ausscheidung die Auflösung des Kalkes beschleunigen solle; er hat also eine Säuresecretion der Bohrdrüse vermutet. Allerdings würde schon eine 1% Schwefelsäure das Bohren sehr beschleunigen: die Zeiten ohne und mit geringem Säurebetupfen verhalten sich wie 4:1, wie ich bei einem Versuch mit einem stumpfen Bohrer sah. Aber ich habe im Gegensatz zu Schiemenz niemals eine Säure feststellen können. Mehrere Prüfungen ergaben Folgendes: gewiß, die Drüse färbt blaues Lackmuspapier etwas rot (der Beweis von Schiemenz), aber Kongorotpapier wird keine Spur gefärbt (und das wäre das rechte Erkennungszeichen für eine freie Säure). Ferner: die Rötung des Lackmuspapieres nimmt bei elektrischer Reizung nicht zu. Vor allem aber färbt der Schleim am Fuß und an den Seiten Lackmus stellenweise ebenfalls rot; die schwache Säure ist also keine Sonderreaktion der Bohrdrüse! — Ich machte weiter folgenden Versuch: 6 Bohrdrüsen wurden in einer Achatschale mit etwas chem. neutralem Sande zerrieben, mit 1 ccm Wasser aufgeschwemmt und filtriert. Die Acidität betrug 0,05 ccm $^1/_{10}$n NaOH beim Titrieren gegen Phenolphtalein (Kontrolle mit Sand und Wasser auf Basen). — Also: in der Bohrdrüse befindet sich keine freie Säure; geringe Mengen Säure findet sich überall auf dem Körper im Schleim. Ich möchte auch annehmen, daß *Natica* mit dieser Drüse bohrt, aber wie?, das ist heute noch ein Rätsel.[1])

Die Hauptschwierigkeit liegt eben darin, daß man *Natica* durch nichts zwingen kann, außerhalb des Sandes ihre Nahrung aufzunehmen; deswegen kann man nur so schwer unmittelbare Beobachtungen machen. Sicher scheint mir Folgendes zu sein: die Nahrungsaufnahme findet durch das gebohrte Loch statt. Ich habe wiederholt Muscheln von *Natica* umklammert gefunden, die völlig geschlossen waren, Schließmuskeln intakt(!). Kiemen und Darm größtenteils ausgefressen, Ränder der Freßstellen etwas ge-

1) Dabei darf ich gleich darauf hinweisen, daß uns der chemische (oder mechanische) Vorgang anderer Bohrungen auch noch recht unbekannt ist: wie der Seeigel, der Bohrschwamm, die Bohrmuschel, Actinien den Felsen anbohren?

zackt, Reaktion der Freßstellen neutral. Oder: die Muschel ist geschlossen; innen ist sie gänzlich leergefressen, auch die Schließmuskeln sind fort; wahrscheinlich ist auch am Gelenk etwas zerstört, denn die Muschel klafft nicht. Merkwürdig ist, daß in mehreren solchen Fällen das Loch an seinem Boden nicht kreisrund war, sondern halbmondförmig, wie schon SCHIEMENZ beschrieben hat.

Ehe ich bei *Murex* erfuhr, was ein solcher Rüssel zu leisten vermag, glaubte ich, daß *Natica* durch Außenverdauung sich ernähren müsse. Zu dem Zweck müßte also *Natica* ihre Protease in die Muschel spucken und das außenverdaute Fleisch aufsaugen. Drei Tatsachen sprechen gegen diese Annahme:

1. Bei Muscheln ist bisher keine Protease gefunden worden; man hätte also mit den nötigen Kontrollen die daraufgespuckte Protease leicht nachweisen können. Ich habe zu diesem Zwecke halbausgefressene Muscheln (meist *Tapes*, *Lucina*, *Mactra*) folgendermaßen untersucht (vgl. die Technik, S. 45): a) nach der Extraktionsmethode mit Casein, Karminfibrin, b) die frisch aufgeklappte Muschel nach der Seidenpeptonmethode und durch Auflegen von Karminfibrinstücken mit etwas Seewasser (unter Toluolzusatz). Es gab folgende Ergebnisse: Casein- und Karminfibrinmethode in 7 Fällen stets negativ, beim Hauptversuch wie auch bei den Kontrollen mit Seewasser und intakter Muschel. Auflegen von Karminfibrin in 4 Fällen negativ, desgl. die Kontrollen. Seidenpeptonmethode in 5 Fällen mit den Kontrollen an intakter Muschel positiv (s. die Kritik der Seidenpeptonmethode, S. 46). Daraus ergibt sich also, daß keine Protease auf die Muschel gespuckt wurde.

2. Es spricht der Bau des Pharynx und seine Arbeit theoretisch schon gegen eine Außenverdauung. Die Arbeit des Pharynx ist verschieden von der des Schlingers *Pleurobranchaea*. (Wieder erwähne ich hier nur das Mechanisch-Wichtige und verweise auf die bekannten anatomischen Beschreibungen.[1]) Die Radula sitzt in der Pharynxhöhle bekanntlich dem Zungenknorpel mit seinen Muskeln auf. Dieser wird vorgestoßen, dadurch die Radula hinausgeschoben und so nach unten abgerollt, daß sie auf der Beute liegt. Die Widerhaken der Zähne sind jetzt nach vorn

1) YUNG, EMILE, in: Mém. cour. Mém. Sav. étrang. Acad. Belgique Vol. 49, 1888, Nr. 1. — Auch AMAUDRUT, AL., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 1. — Dann: OSWALD, AD., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 119, und die Lehrbücher: SIMROTH-BRONN, JORDAN, HESCHELER, in: LANG.

gerichtet. Zurückschieben: die Radula wird wie eine Kreissäge von unten nach oben abgerollt, gleichzeitig von hinten nach vorn, dann von vorn nach hinten; dadurch beschreibt sie einen Halbkreis und reißt bei dieser Kreissägenbewegung Stückchen der Beute mit den Widerhaken los.[1])

Es ist klar, daß diese Kreissäge weit mehr berufen ist, Stücke loszureißen, als das Greiforgan von *Pleurobranchaea*. Es kommt hinzu, daß *Natica* ihren Fuß als Festhaltorgan benutzt (wie eben beschrieben). Vielleicht arbeiten auch die besonders starken Kiefer bei der Nahrungsaufnahme mit, die hier zu 2 festen Platten ausgebildet sind.[2])

Die starken Reißbewegungen der Radula merkt man, wenn man einer *Natica* den Finger hinhält: es werden kleine Stücke der Epidermis losgerissen (gut zu sehen, wenn man das Gehäuse zertrümmert und so das Tier stark gereizt ist). Solche gefährlichen Raubwerkzeuge braucht kein Tier mit Außenverdauung; das spricht schon theoretisch gegen eine solche.

3. Es finden sich nach der Nahrungsaufnahme zwar stark angedaute, aber noch deutlich geformte Stückchen im Magen, von der Größe, wie sie die kleine Radula abschaben kann.

Nach diesen 3 Gründen (vor allem dem 1. und 3.) muß ich sagen, daß Außenverdauung nicht stattfindet und daß *Natica* zu den typischen Kratzern gehört.

Ziemlich groß ist die Nahrungsmenge, die *Natica* mit einem Male bewältigt: sie selbst wiegt 5 gr im Durchschnitt (ohne Schale), sie frißt eine *Mactra* von 1,45 gr (ohne Schale) leer, also fast $^1/_3$ ihres eigenen Gewichtes. Aber dazu braucht sie längere Zeit; wie lange, habe ich nicht genau ermitteln können.

Zur Nahrungsaufnahme von *Tritonium* kann ich nur Weniges sagen. Der Sitz des chemischen oder Tast-Sinns scheint mir im Fühler und eventuell im Rüssel sich zu befinden, mit denen beide *Tritonium*-Arten ihre Beute betasten. Über den Grad der Fähigkeiten beider Arten machte ich verschiedene Beobachtungen: *Tr. corrugatum* fand

1) OSWALD (a. a. O.) spricht bei *Buccinum* im gleichen Sinne von „Gleiten der Radula über den Zungenknorpel nach Art eines Bandes über eine Welle".

2) SIMROTH-BRONN, Prosobr., p. 453. — HESCHELER, in: LANG, p. 283.

am Aquariumsrand sitzend erst nach 4 Stunden einen *Loligo*, der ziemlich dicht das *Tritonium* berührte und bereits faulig roch; ein andermal fand dieselbe Art einen *Loligo* erst nach 7 Stunden, der dicht neben *Tritonium corrugatum* im Sande steckte. — *Tr. nodiferum* fand dagegen 3mal einen großen toten *Loligo* in 1 Std., der 30 cm von ihm ablag.

Beide untersuchte Arten sind Kratzer oder Schaber. 1. *Tr. corrugatum.* Zunächst betastet es mit seinem Rüssel den Tintenfisch, saugt sich aber weder fest, noch beißt es zu. Nach langem Abtasten stößt es mit Gewalt den Rüssel[1]) gegen *Loligo*, beißt kräftig hinein und reißt ein Stück los, daß kleine Hautfetzen umherschwimmen. Dabei kann der Rüssel bis zu 4 cm lang werden. Man kann deutlich die Vor- und Rückstoßbewegung der Radula wie einer Art Kreissäge sehen. Es sieht aus, als wenn *Tr.* die Beute abweide, die hin- und hergezogen wird, da er sie nicht festhält. So werden Stücke Haut, Fleisch, Knorpel abgerissen, bis nach 20 Stunden der *Loligo* halb verzehrt ist; eine Menge Reste liegen auf dem Boden verstreut.

2. *Tr. nodiferum.* Es kommt langsam auf einen großen *Loligo* zugekrochen, tastet mit seinem langen Fühler und seinem Rüssel den Leichnam ab, dann streckt es weit aus seiner Schale den massigen Fuß heraus, schiebt ihn auf den *Loligo* herauf und darunter, dreht und wendet so lange, bis *Loligo* in der Längsrichtung des Fußes liegt. Dann umschließt *Tr.* ihn mit den beiden seitlichen Rändern des Fußes, so wie wir die Seitenränder unserer Hand zusammenkrümmen (nicht wie *Natica* und *Murex* mit Vorder- und Hinterfuß). So liegt *Loligo* bald in einer großen Fleischröhre eingeschlossen. Wie ein dicker Menschendaumen kommt jetzt der mächtige Rüssel hervor, beklopft das vordere *Loligo*-Stück, wobei die Fühler alles abtasten. Jetzt beginnt *Tr.* zu schaben; in nickend-rhythmischer Bewegung kratzt es die Haut ab, so daß bald eine lange Bahn davon frei ist. Da *Tr.* auch Kiefer besitzt, so ist es möglich, daß es die Bissen außer abschaben, auch abbeißen kann (?). Ein Arm wird in den Rüssel hineingezogen, nach einiger Zeit kommt wieder ein Stück von ihm heraus: es sind deutlich Teile abgeschabt.

Langsam zieht sich der Fuß immer weiter in das Gehäuse hinein. Die Beute wird vom Fuß immer mehr zusammengepreßt; jetzt

1) Seinen Bau beschreibt Oswald (a. a. O.) wie den des *Buccinum*; darauf sei verwiesen.

ist sie ganz verborgen unter Fuß und Gehäuse, nur der Arm sieht noch heraus; er wird vom Rüssel herangezogen, bis endlich alles zwischen Sand und Gehäuse verborgen ist; der Rüssel stülpt sich unter dem Schutz der Gehäuseglocke nach unten. So kann *Tr.* vor Feinden geschützt 20 Stunden lang unbeweglich fressen. Dann ist der *Loligo* bis auf wenige Überreste verschwunden, die von kleineren Aasfressern schnell geholt werden.

4. Die Sauger und Parasiten.

Keine der von mir beobachteten Formen pflegt die Nahrung einzusaugen. Doch seien hier kurz einige Arten angeführt, bei denen die saugende Nahrungsaufnahme sicher oder wahrscheinlich ist.

Sicher beobachtet ist *Hermaea* (*Caliphylla*): sie legt die Lippen an Bryopsis plumosa, ritzt mit dem einzigen Radulazahn die Zellmembran und saugt die Alge durch Dilation des Pharynx aus.[1]) — Dazu die Verwandten: *Doridopsis* und *Phyllidia.*

Der Verlust der Radula ist ein Fingerzeig für die Saugtätigkeit, denn eine andere Nahrungsaufnahme bleibt dann kaum übrig. So kann man annehmen, daß die meisten Radulalosen saugen (wenn sie nicht durch Entoparasitismus die Radula verloren). So saugen noch folgende: *Neomenia* (Solenogastres): Pharynx mit Saugvorrichtung[2]); vielleicht auch *Doridium*? Beobachtet ist hier wenig. — Gewisse Toxoglossen scheinen auch zu saugen. Simroth macht es wahrscheinlich.[3]) Auch von den Ectoparasiten (*Stylifer* u. a.) möchte ich es annehmen. —

Sehr wahrscheinlich ernähren sich die typischen Entoparasiten unter den Gastropoden nur durch Aufnahme gelöster Stoffe durch die Körperwand oder durch den afterlosen Darmkanal (*Entoconcha, Entocolax*).[4])

So herrscht bei den Gastropoden eine große Mannigfaltigkeit in der Art der Nahrungsaufnahme. Unter diesen 5 Untertypen werden sich wohl aber weitaus die meisten Formen unterordnen lassen.

---

1) Brüel, Ludw., Ueber Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla m. Habilationsschrift, Halle, 1904.

2) Hescheler, Mollusken, in: Lang, 1900, p. 287.

3) Simroth-Bronn, Prosobr., p. 491.

4) s. H. F. Nierstrass, die Amphipoden, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1909.

5. Vergleichende Zusammenfassung.

Fassen wir die gewonnenen Ergebnisse vergleichend zusammen, so ergeben sich folgende Typusgrundlinien und Verschiedenheiten:

I. Alle Tiere sind ausgerüstet mit der Fähigkeit zum Nahrungsauffinden.

a) Der Sitz der Fähigkeit. Wir müssen annehmen, daß bestimmte Sinnesorgane ausgebildet sind, denn die Fähigkeit scheint auf bestimmte Orte konzentriert:

im Vorderfuß: *Natica*,	Vorstrecken beim Nahrungssuchen, Abtasten der Beute.
im Rüssel: *Pterotrachea*, *Tritonium* (?),	
im Fühler: *Tritonium*, *Murex* (?),	
im Kopflappen: *Pleurobranchaea*.	

b) Das Maß der Fähigkeit scheint am größten bei *Murex* und *Natica*, gering bei *Pleurobranchaea* zu sein. — All diese Vermutungen bedürfen einer planmäßigen Weiteruntersuchung. Bisher gibt es bei Gastropoden nur Angaben über *Helix* [1]: *H.* riecht die Beute mit dem Luftstrom auf höchstens 40 cm, sieht sie auf ganz kurze Entfernung. Ferner die Angabe: *Helix* riecht ohne Luftstrom auf 40 cm keinen Kohl, erst auf 6 cm. Eine Melone ward auf 50 cm wahrgenommen.[2])

II. Die Nahrungsaufnahme.

A. Das regelmäßige Verhalten. Die meisten Gastropoden gebrauchen die Radula zahnradähnlich, um die Beute durch die Pharynxhöhle in den Ösophagus zu bringen; die Radula wird bewegt durch Kolbenstöße des Zungenknorpels. Von hier schieben Peristaltik und Nachschübe die Nahrung zum Verdauungsort (Ausnahmen: Sauger und pharynxlose Parasiten).

B. Wichtiger sind die fünf grundsätzlich verschiedenen Typen der Nahrungsaufnahme.

Hier sei eine zusammenfassende Kennzeichnung derjenigen 2 Typen gestattet, die eine Radula gebrauchen: Schlinger und Kratzer.

a) Die Schlinger.

Es ist nicht einfach, diesen Typus zu begründen, da mir aus der Literatur nur die Raublungenschnecken als Schlinger etwas genauer bekannt sind, ich also im wesentlichen auf die beiden untersuchten Formen angewiesen bin: *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*.

1) Stahl, E., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 22, 1888, p. 557.
2) Yung, E., in: Arch. Psychol., Vol. 3, 1903.

Die biologischen Grundlinien des Untertypus, gewonnen an unseren beiden Arten und im Gegensatz zu den bekannteren Kratzern, sind folgende: 1. Die Schlinger besitzen keine Haltorgane; vielleicht gehört *Aplysia* auch zu den Schlingern; sie soll aber auch mit dem Fuß das große Ulvenblatt festhalten können (mündliche Angabe von Herrn Prof. Jordan). *Pterotrachea* kann durch Schlängeln schwach reißen, ohne festzuhalten. — 2. Sie besitzen keinen Rüssel, es wäre aber gut denkbar, daß Formen mit starkem Rüssel nach Schwund der Radula entweder Sauger oder Schlinger würden. — 3. Zunächst aber kennen wir nur Schlinger mit sehr großem Pharynx und mächtiger Radula. — 4. Sehr wichtig ist die Radulabewegung, wie ich sie bei *Pleurobranchaea* (S. 22) und *Aplysia* sah: wie 3 Zahnräder gegeneinander von unten, rechts und links. Die andere Bewegung, wie eine Kreissäge von vorn-unten nach hinten-oben, ist ungeeignet zum Schlingen. — 5. Die Kiefer brauchen nicht zu fehlen, sind aber zum Abschneiden nicht geeignet. Bei *Pterotrachea* fehlen sie vollkommen, bei *Pleurobranchaea* und *Aplysia* nehmen sie wahrscheinlich keinen unmittelbaren Anteil an der Nahrungsaufnahme. — 6. Gemäß der Radulabewegung, dem Fehlen von Schneide- oder Festhaltorganen bleibt nichts übrig, als die Beute ganz zu verschlingen oder durch Hinundherreißen zu zerkleineren. — 7. Gemäß des gewaltigen Pharynx ist die Zeit des Schlingens sehr kurz (5—20 Minuten), die Menge auffallend groß (bis fast $^1/_2$ des eignen Gewichtes). — 8. Darin beruht der Vorteil des Schlingens; Tiere mit lebhaftem Stoffwechsel, von Feinden umringt versorgen sie sich in kürzester Zeit mit Nahrung[1]). Aber sie müssen unter Umständen auf sehr große Beute verzichten; auch bieten sie ihren Fermenten eine sehr kleine Nahrungsoberfläche (vgl. S. 111 u. 117).

Es ist mir wahrscheinlich, daß noch folgende Gastropoden Schlinger sind. Unter den Pulmonaten die Raublungenschnecken. Ob sie ihre Beute festhalten können, ist unbekannt. Sicher scheint zu sein, daß sie ihre Beute ganz, ungeteilt hinunterwürgen, „indem sich die langen Radulazähne in die Nahrung hineinbohren und als Widerhaken wirken. Wo der Widerstand zu groß ist, werden Stücke abgerissen [wie?]. So werden Weichteile

1) Ähnlich bei den Wiederkäuern, Tiere, die sich durch Flucht ihren Feinden entziehen, daher viel und schnell aufnehmen und allmählich verdauen.

größerer Gehäuseschnecken stückweise aus der Schale geholt, während kleinere wie Regenwürmer meist ganz verschlungen werden".[1]) So zeichnet Simroth [2]), wie *Daudebardia* einen Regenwurm in der Mitte erfaßt und hineinschlingt; die Mitte ist bereits angedaut, während Vorder- und Hinterende noch frei herausragen (wir erkennen sofort die Übereinstimmung mit der Nahrungsaufnahme unserer beiden Schlinger). Ferner: der Pharynx der Raublungenschnecken ist größer als bei den anderen Pulmonaten; bei *Daudebardia* füllt er allein die Hälfte der Leibeshöhle aus.[3]) Die Zähne sind zu langen Dolchen geworden.[4]) Die Bewegung der Radula ist nicht beobachtet. — Sie besitzen keinen Kiefer[5]); sie sind also auch nicht imstande, die Beute abzubeißen. Bei *Testacella* findet sich nur ein kleiner Rest eines Kiefers. — Dies stimmt alles mit dem aufgestellten Typus überein!

Unter den Opisthobranchiaten sind mir noch folgende Arten als Schlinger wahrscheinlich: *Bulla* verschlingt Muscheln; im Magen besitzt sie 3 harte Zähne zum Zertrümmern der Schalen [?].[6]) Die Beute soll so groß sein können, wie *Bulla* selbst.[7]) — Aceren verschlingen ebenfalls Schnecken und Muscheln, sie besitzen auch Zähne im Magen. So verschlingt *Scaphander lignarius* das *Dentalium* und verdaut es binnen 7 Stunden. Die Schalen sollen chemisch aufgelöst werden (?).[8]) — Auch scheint *Tethys* zu schlingen; die Nahrung besteht aus jungen Squilliden und anderen Krebsen. Sie besitzt eines ausstülpbaren, längsfaltigen Pharynx, dessen Wand mit Höckern besetzt ist (Zerstückeln?), ohne Radula, mit großem Kopfsegel.[9]) Wenn sich das Schlingen bestätigen sollte, so wäre hier ein Beispiel für Schlingen ohne Radula. — Unter den Heteropoden *Carinaria*, die sich analog *Pterotrachea* verhalten soll.

Sehr interessante Beziehungen werden sich beim Vergleich der Schlinger verschiedener Tierklassen ergeben; vielleicht wird es mög-

1) Simroth-Bronn, Vol. 3, Abt. 3, p. 367. Auch Brehm (Tierleben, 3. Aufl., 1893, Vol. 10, p. 338) beschreibt die schnelle Arbeit des Schlingpharynx.
2) ebenda, p. 359.
3) ebenda, p. 303.
4) ebenda, p. 328.
5) ebenda, p. 290.
6) Amaudrut, Al., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 1.
7) Sowerby, Genera of recent and fossil Shels.
8) Bronn-Keferstein, Vol. 3, Abt. 2, 1862—1866, p. 758.
9) daselbst, p. 757.

lich sein, neben weiteren Untertypen doch einen Obertypus des Schlingers zu finden. Leider kann im Rahmen dieser Arbeit nicht darauf eingegangen werden (vgl. die kurze Zusammenstellung in: Jordan, Vergl. Physiologie, Vol. 1, p. 643). Bedeutsam ist es, das ganz niedrig differenzierte Tiere: manche Protozoen, Cölenteraten, und auch recht hoch differenzierte: Schlangen, ihre Beute verschlingen.

b) Die Kratzer.

Die bestuntersuchten Gastropoden gehören zu ihnen, unter meinen Formen: *Murex, Tritonium, Natica.* — Eine höhere Differenzierung und einen großen Vorteil für das Tier sehe ich im Besitz eines Festhaltorgans: des Fußes. Er umklammert die Nahrung mit Vorder- und Hinterfuß oder röhrenartig mit den Seiten des Fußes (*Tritonium*). So können die Tiere einen Gegenzug zum Zug der Radula ausüben. — 2. Sehr nützlich ist der Rüssel, den die räuberischen Prosobranchiaten ausbilden; sein Zweck ist: Vortragen des Kratzwerkzeuges auf mehrere Zentimeter durch kleine Öffnungen (Afterloch eines Krebses, Bohrloch einer Muschel, S. 25 u. 7). Doch ist seine Ausbildung nicht typisch für alle Kratzer: *Helix* hat keinen. — 3. Pharynx und Radula sind kleiner als bei Schlingern, haben weniger Zähne. — 4. Am wichtigsten ist die Radulabewegung: wie eine Kreissäge von vorn-unten nach hinten-oben (vgl. S. 29). Ein Schlingen ist dadurch kaum möglich, aber ein Abkratzen, Abschaben, Abweiden, besonders wenn der Fuß festhält und die Kiefer beim Zerstückeln oder Festhalten der Nahrung helfen. — 5. Die Kiefer haben hier wohl — außer einfachem cuticularem Schutz — zwei Aufgaben: a) die Nahrung festzuhalten; Beispiel: *Helix*; der Oberkiefer legt sich auf das Blatt darauf und hält es fest, die Radulasäge kommt von unten und reißt Stücke des so feststehenden Blattes ab.[1]) — b) Es ist möglich, daß die Kiefer bei manchen Tieren folgende Aufgabe haben: die Radula zieht größere Bissen herein, drückt sie gegen die unbeweglichen, sägeförmigen Kiefer und reißt damit die Nahrungsbrocken entzwei.[2]) Es könnten auch noch durch den Sphincter des Mundes pflanzliche Teile zertrennt werden (?).[2]) — 6. Gemäß der Radulabewegung, den Festhaltorganen (Fuß, Kiefer) sind die Tiere imstande, von

1) Näheres Jordan, Vergl. Physiol., Vol. 1, p. 274. — Meisenheimer, Weinbergschnecke, Leipzig, 1912, p. 48, der allerdings annimmt, daß die Oberkiefer schneiden.

2) Simroth-Bronn, Prosobr., p. 490.

großer Beute kleine Stücke abzutrennen. — 7. Dies erfordert sehr viel Zeit: bis zu 20 Stunden. Die Nahrungsmenge ist infolge der mühseligen Raspelarbeit geringer als bei Schlingern: *Natica* bis $^1/_3$ des eignen Gewichtes, *Arion* $^1/_3$, *Helix* $^1/_{13}$—$^1/_8$.[1]) — 8. Das Raspeln (besonders mit Rüssel) hat den Vorteil, gepanzerte Tiere durch kleine Öffnungen ausfressen zu können (*Murex*, *Natica*), die Nahrung zerkleinert, also mit größerer Oberfläche den Fermenten zu überliefern. Sie hat den Nachteil langer Zeit der Aufnahme und geringer Menge der Nahrung.

Es sei hier kurz angeführt, daß bei den niedrigen Prosobranchiern die Kolbenbewegung der Radula sehr gering ist; die Zungenspitze bleibt hinter den Kiefern. Deswegen schneiden die Kiefer wahrscheinlich allein[2]), und die Radula hat nur Schluckarbeit. Diese Fälle müßten von den Kratzern getrennt werden als „Schneider". Genaueres scheint nicht bekannt zu sein.

Diese verschiedenen Typen der Nahrungsaufnahme bedingen einen Teil der grundsätzlich verschiedenen Organisation der Ernährungsorgane und der verschiedenen Arten der Verdauung. Das werden wir später zusammenstellen (S. 111—118).

Hier sei noch kurz gesagt: es ist gewiß von großer Klassifikationsbedeutung gewesen, die Zähne und Zahnformeln der mannigfaltigen Radulae festzustellen. Aber wichtig für die Kenntnis der Gesamtorganisation und der Lebensweise, wichtiger damit für unsere Lebenserkenntnis sind die Beziehungen von Radulabau zu Nahrungsaufnahme, von Nahrungsaufnahme zu Darmbau und Verdauung des Tieres! Hier müssen planmäßige und beziehungsreiche Untersuchungen einsetzen.

3. Kapitel. **Die Verdauung.**

Wir haben den Weg der Nahrung soweit verfolgt, bis sie in den Körper des Tieres hineingebracht worden ist. Durch den Ösophagus, vermittels Peristaltik werden die Nahrungsbrocken zum

---

1) Yung, Emile, Contributions à l'histoire physiol. de l'escargot, in: Mem. cour. Mém. Sav. étrangers. Acad. Belg., Vol. 49, 1888, No. 1.
2) Simroth-Bronn, Prosobr., p. 491.

Verdauungsorte hinabgeleitet. Hier wird dann die Nahrung von den Fermenten angegriffen, die großen Nahrungsstücke werden zertrümmert: jetzt können die Zellen der Mitteldarmdrüse die Nahrung aufnehmen und weiter umsetzen.

Es ist zweckmäßig, bei den einzelnen Arten gesondert die Verdauung zu beschreiben. Zum Schluß werde ich eine allgemeine Vergleichung durch Gliedern der typischen Erscheinungen versuchen.

I. Vorbemerkungen.

1. Definition für die Benennung.

Bevor ich die Verdauungsorgane schildere, muß ich einige allgemeine Definitionen für die Benennung der Organe für mich feststellen. Es fällt mir schwer, mich manchem falschen Sprachgebrauch fügen zu müssen; wir werden am Ende dieses Kapitels sehen (S. 102), wie falsch die meisten üblichen Bezeichnungen sind, wie unrichtige Analogien sie ausdrücken. Es wäre sehr zu begrüßen, wenn große synthetische Lehrbücher planmäßig rechte Bezeichnungen einführten; eine Einzelarbeit kann das nicht.

a) Die Summe der Verdauungsorgane ist der Verdauungstractus. Seine Grundlage bildet ein langes Rohr: das Darmrohr [1]), dem Verdauungsdrüsen und mechanische Werkzeuge ansitzen. Die Gliederung des Darmrohres geschieht nach entwicklungsgeschichtlichen Gesichtspunkten in Vorderdarm, Mitteldarm, Enddarm.

b) Die Drüsen des Darmes werden nach ihrer Lage am Darmrohr benannt. Sie werden also als Vorderdarmdrüsen, Mitteldarmdrüsen [1]), Enddarmdrüsen bezeichnet. Sind mehrere vorhanden, benenne ich sie nach einem bezeichneten Merkmal, z. B. ihrer Lage.

c) Der Verdauungsort entsteht durch Ausbuchten und Erweitern des Darmrohres. Solche Ausbuchtungen des Vorderdarmes nenne ich einen Kropf [2]); Ausbuchtungen des Mitteldarmes mit Mündungen der Mitteldarmdrüse einen Magen.[2])

So ist mit jeder Bezeichnung eine vergleichende Beziehung ausgedrückt; dadurch wird die Übersicht über den komplizierten

1) Beide Bezeichnungen sind (in Analogie zu den Wirbeltieren) falsch! (s. S. 102).

2) Wenn ich auch weiß, daß dieser Verdauungsort nicht völlig analog dem gleichnamigen der Wirbeltiere ist (vgl. S. 102).

Gastropodendarm erleichtert, und es kann mit jenen nichtssagenden Namen aufgeräumt werden wie: Leiblein'sche Drüse, Jabot, Organ am Schlund, Himbeerdrüsen usw. (Näheres über Darmtypen s. S. 111—118.)

d) Für kleine Werkzeuge des Darmes werde ich physiologische Bezeichnungen vorschlagen wie: Stauwülste, Leitrinnen, Filter, Ventile usw.

2. Methodik und Technik.

Unter Methodik verstehe ich die gedankliche Anlage der Versuche, unter Technik die praktische Ausführung der Versuche.

Für die Morphologie haben wir eine alte Methodik und Technik; für die Physiologie muß erst aus dem bisher für Wirbeltiere Angebenen ausgesiebt werden, muß sich manches den Verhältnissen bei Wirbellosen anpassen; vor allem ist eine Kritik der Ergebnisse in der Physiologie erst nach Kenntnis der Methodik und Technik möglich: zwei gleiche Ergebnisse, auf verschiedenen Wegen erforscht, sind stets verschieden einzuwerten. Deswegen müssen Methodik und Technik angegeben werden.

Grundsätzliches in der Methodik.

Bevor ich einige technische Angaben mache, darf ich einiges Grundsätzliche in der Methodik: der gedanklichen Anlage der Versuche ausführen; denn ich stehe hier im Gegensatz zu den meisten Autoren der Physiologie Wirbelloser; meine Kritik ihrer Arbeiten wurzelt in der Kritik ihrer Methodik.

Die Beschreibung der Verdauungsarbeit geht von folgenden Überlegungen aus.

Wir können uns den Ablauf des Lebens, den wir erforschen wollen, bildlich klarmachen an einem einzigen Lebensvorgang in einem Organ. Nehmen wir als Beispiel die Secretion und Verdauung. Wir stellen folgende bekannte Geschehnisse fest: die Secretzelle nimmt Stoffe aus dem Blute auf, arbeitet sie um zu Fermenten, diese häufen sich an, werden bei Bedarf abgegeben, werden wirksam durch einen Aktivator, wirken außerhalb der Zelle; die Zelle bildet neue Fermente, — usf. Wir unterscheiden hier eine Anzahl von Geschehnissen oder Arbeiten. Wir sehen aber sofort, daß diese alle miteinander in natürlichen Beziehungen stehen, abhängig voneinander sind; das eine Geschehnis bedingt das folgende. Wir können diese innigen Beziehungen der einzelnen Geschehnisse

dadurch bildlich ausdrücken, daß wir sagen: diese zusammenhängende Reihe der Geschehnisse bildet eine Kurve, wobei dann die einzelnen Geschehnisse Punkte der Kurve wären.

Dabei müssen wir uns klar sein, daß wir willkürlich einzelne Beobachtungen, d. h. Punkte der Kurve, unterschieden haben; in natura fließen die einzelnen Punkte oder Geschehnisse ineinander über; jeder beschriebene Punkt einer solchen Kurve ist willkürlich unterschieden. (Wir können aber die Kurve nicht anders beschreiben, als daß wir Punkte herausgreifen, ihre Lage bezeichnen und so den Verlauf der Kurve angeben.)

Fließen die einzelnen Punkte der Kurve ineinander über, so sehen wir darin eine Bewegung: das Abrollen der Kurve zeigt uns den Weg, auf dem die Geschehnisse in einem Organ sich bewegen. In jedem Organ rollen dauernd solche Bewegungen.

Sehen wir einmal bestimmte Vorgänge wie Aufnahme der Nahrung, Verdauung, Secretion, Resorption, Umsatz usw. als je eine einzige Bewegung an (trotzdem wir wissen, daß jede dieser Vorgänge aus mehreren Bewegungen resultiert), dann können wir sagen: alle diese hängen zusammen; sie bilden eine Kette von Bewegungen: die Ernährung. Und die Ernährung bildet mit anderen solchen Ketten zusammen die große Kette des Lebens in einem Organismus.

Wir gehen jetzt daran, die Ernährung zu beschreiben. Wir tun es, indem wir jede dieser einzelnen Bewegungen schildern: Nahrungsaufnahme, Verdauung usw., d. h. indem wir ihren Verlauf angeben oder, um im Bilde der Kurve zu bleiben, indem wir möglichst viele Punkte der Kurve beschreiben, also möglichst lückenlos die Geschehnisse hintereinander im Zusammenhang. Dadurch erkennen wir die natürlichen Beziehungen (vgl. S. 4). Auf der Kurve liegen dann die Punkte wie Stufen: wir stellen also eine Stufenuntersuchung an. Das scheint mir grundsätzlich wichtig.

Und solche Stufenuntersuchungen sind bisher nicht genügend in der Ernährungsbiologie Wirbelloser angestellt worden. Die Physiologie Wirbelloser ist zumeist als Nebensache untersucht oder zum „Vergleich“ mit der Physiologie der Wirbeltiere. Man hat zumeist irgendein Geschehen beschrieben, d. h. — um im Bilde zu bleiben — willkürlich einen einzigen Punkt einer „Kurve“ herausgegriffen, womöglich diesen mit einem einzigen Versuch „bewiesen“ und dann

behauptet, das Geschehen im Organ, also die Kurve der Bewegung, erklärt zu haben.

Darf ich ein Beispiel geben, wie es mir selbst zuerst gegangen ist: ich nahm wahllos *Pleurobranchaea*, wie sie mir aus dem Meere geliefert wurde, und prüfte ihre Protease in Mitteldarmdrüse und Kropfsaft. Ich erhielt beistehende widersprechende Ergebnisse, aus denen man höchstens ersehen könnte, daß es sich hier um eine „schwache Protease" handle, denn in der Mitteldarmdrüse sind 3 Fälle positiv, 4 Fälle negativ; im Kropfsaft 6 Fälle negativ, 8 Fälle positiv.

Tabelle 1.

	Mitteldarmdrüse				Kropfsaft					
Casein 0,05%		−			−		+			
„ 0,5%		−			−		+			
Karminfibrin	+	−	+		−	−	+	+	+	−
Muskelprobe	+	−			−		+	+		

Dabei muß *Pl.* eine starke Protease haben, denn sie ist ein reiner Fleischfresser.

Woran liegen diese widersprechenden Ergebnisse? Die Verdauungsfähigkeit ist abhängig von der Fermentbildung (Secretion); diese ist aber eine Kurve einzelner zusammenhängender Geschehnisse (wie oben ausgeführt). Ich kann also nicht wahllos irgendein Tier nehmen, von dem ich nicht weiß, in welchem Punkt dieser Kurve seine Secretion sich befindet, dann erhalte ich die beistehenden widerspruchsvollen Ergebnisse: mal ist das Ferment fertig gebildet und ausgeschieden, mal nicht (vgl. S. 124). Sondern ich stelle jetzt planmäßig eine Stufenuntersuchung an: ich gehe von einem bekannten Punkt der Kurve aus: vom Tier, das 3 Wochen hungerte, und erforsche, wie die Secretionsorgane und die Fermente im Kropf sich $^1/_2$, 1, 3, 6, 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme verhalten. Dann bekomme ich ein klares Ergebnis: zu verschiedenen Zeiten verhält sich die Fermentbildung verschieden (vgl. S. 94). Das Ergebnis jeder dieser einzelnen Stufen ist ein Punkt der Kurve; ich erhalte also (den Ausgangspunkt mitgerechnet) 6 Punkte, aus denen ich eine Kurve einigermaßen konstruieren kann; diese zeigt mir dann die Bewegung der Hauptarbeit der Secretzelle: Fermentbildung und Abgabe; damit zwar nicht das ganze Leben dieses Organes — denn dieses baut sich noch aus vielen Nebenarbeiten

auf! —, wohl aber einen wichtigen Teil dieses Lebens. Und den wollte ich ja zunächst finden.

Um die Arbeit eines Organs zu verstehen, sind wir also gezwungen, das Organ planmäßig in verschiedenen Arbeitsstufen zu untersuchen; nur auf diesem Wege können wir den Verlauf der Organarbeit verfolgen. Darauf muß im Gegensatz zu vielen früheren Untersuchungen an Wirbellosen hingewiesen werden.

Selbstverständlich ist es notwendig, die Tiere während der Zeit, die bis zum Ablauf des Versuches verstreicht, unter gleichen Bedingungen zu halten, um die Wirkung anderer Faktoren möglichst auszuschalten. —

Auch die Anatomie kennt solche Bewegungskurven: die Ontogenie und Phylogenie. Jeder Anatom hält die Angabe nur einer einzigen Entwicklungsstufe für eine ungenügende Beschreibung der Ontogenie. Aber in der Literatur über die Verdauung Wirbelloser gibt es zahlreiche Angaben eines einzigen Punktes in der Bewegungskurve der Fermentbildung und Verdauung.

Die Morphologie ist die Lehre von der Bewegung des Formbildes; die Entwicklungsgeschichte (Ontogenie und Phylogenie) bewegt kinematographisch die vielen scheinbar feststehenden Formen in einer Bewegungskurve. Darum ist sie der „wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper" (C. E. v. Baer).

Die Physiologie ist die Lehre von der Bewegung der Stoffe innerhalb des Körpers. Die Stufenuntersuchung bewegt kinematographisch die vielen, in einem Augenblick scheinbar feststehenden Geschehnisse des Körpers in einer Bewegungskurve. Darum ist die Stufenuntersuchung der wahre Lichtträger für Untersuchungen des Stoff- und Kraftwechsels.

Ich weiß wohl, daß solche Stufenuntersuchungen in der Biologie der Wirbeltiere oft gemacht werden, wenn auch ihre gedankliche Grundlage nicht so ausgesprochen wurde: ich weiß wohl, daß die Entwicklungsgeschichte nur mit solchen Stufenuntersuchungen arbeitet; aber gerade deswegen mußte diese Methodik einmal für die Ernährungsbiologie Wirbelloser besonders gefordert und unterstrichen werden.

Einige technische Angaben.

1. Die Schwierigkeit der Untersuchungen über die Schneckenverdauung ist begründet in verschiedenen Umständen:

a) Die Saftmenge, die sich an den Verdauungsorten (im Kropf und Magen) findet, ist meist sehr gering, muß daher, wenn sie für die Prüfung auf mehrere Fermente ausreichen soll, ziemlich verdünnt werden (ca. 1 : 1—2). Das beeinträchtigt den Reaktionsverlauf.

b) Es ist nur schwer möglich, die einzelnen Secrete nach ihrer Entstehung zu trennen. In das Darmrohr ergießen sich aus verschiedenen Drüsen die Fermente. Man kann die Drüsen nicht abbinden, da man die kleinen Tiere nicht operieren kann, weiß also nicht, aus welchen Drüsen die Fermente im Verdauungssaft stammen. Man kann es nur dadurch sehr wahrscheinlich machen, daß man den Verdauungssaft prüft und die einzelnen Drüsen durch Extrakte. Findet man nun ein Ferment im Saft und Drüse 1, aber in Drüse 2 nicht, so stammt das Ferment eben aus der Drüse 1.

c) Es gelang mir nicht, Drüsen der untersuchten Gastropoden durch den elektrischen Strom zu reizen. Ich war also ganz auf die Extraktmethode angewiesen, die nur unter besonderen Voraussetzungen klare Ergebnisse liefert (s. S. 44).

d) Die Tiere haben meist einen sehr komplizierten Bau; besonders die Prosobranchier sind im Gehäuse ganz dicht zusammengepackt, daher sind die Organe nicht leicht physiologisch zu trennen.

e) Manche der untersuchten Tiere haben — wie wir sahen — eine Lebensweise, die ihre Nahrungsaufnahme verbirgt; deswegen kann man den für die Untersuchung so wichtigen Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme nicht feststellen.

f) Manche Tiere waren nicht zu jeder Zeit zu haben (*Tritonium*, *Pleurobranchaea* im Sommer).

All diese Schwierigkeiten erklären Lücken der Arbeit, die bei den Haustieren der Physiologie nicht vorzukommen brauchen.

2. Das Verfahren.

a) Am besten ist es, reinen Verdauungssaft zu den Versuchen zu benutzen. Er findet sich im Magen oder im Kropf und ist je nach dem Verdauungsstadium, in dem sich das Tier befindet, verschieden an Menge und Kraft; daher die Stufenversuche. Aus dem Kropf eines Heteropoden oder Opisthobranchiers gewann ich den Saft durch vorsichtiges Aufschneiden des Tieres, Freilegen des Kropfes. Der Vorderdarm wurde dicht vor seinen Mündungsstellen in den Pharynx und den Mitteldarm mit 2 Klemmpinzetten zusammengedrückt, oben und unten abgeschnitten, auf ein Uhrschälchen

gelegt und auf Fermente untersucht. — Der Saft von *Natica* und *Murex* wurde durch Anstechen des Magens vermittels einer ganz spitz ausgezogenen Glasröhre gewonnen.

Für die Fermentuntersuchung wurde der Saft mit Toluol-Seewasser ca. 1 : 1 verdünnt (Herstellung des Toluol-Seewassers durch Aufgießen von ca. 5% auf filtriertes Seewasser; kräftig schütteln; es lösen sich ca. 3%). Ich wählte absichtlich filtriertes Seewasser und kein destilliertes Wasser, weil der Saft wie alle Körperflüssigkeit der Schnecken größtenteils aus Seewasser besteht; es fallen auch bei Zusatz von destilliertem Wasser Globuline aus. Durch Kontrollversuche mit Toluol-Seewasser habe ich mich stets gesichert. Der Saft wird filtriert und auf Fermente untersucht.

b) Die Extraktmethode. Sie ist überall angewendet, wo der Ort der Secretion festgestellt werden sollte. Das Organ wurde isoliert und herausgelöst, im Reagenzrohr mit der 3fachen Menge Toluol-Seewasser 2—3mal abgespült. Dann wurde das Organ (bei sehr kleinen Tieren oft 3—10 Organe derselben Stufe) in einer Reibschale mit Quarzsand zerrieben und die 1—2fache Menge Toluol-Seewasser hinzugefügt. Vorherige Reinigung des Sandes durch Kochen, Auswaschen; Kontrolle, ob in ihm Fermente. — So extrahierte das Gemisch 24 Stunden mit 1 Tropfen Toluol und Watteverschluß. War die oben abgesetzte Flüssigkeit danach zu dicklich, so zentrifugierte ich; dann filtrieren.

Die Extraktmethode liefert nur unter folgenden Bedingungen einwandfreie Ergebnisse:

1. Jeder Versuch muß oft wiederholt werden.

2. Die Bildung und wechselnde Kraft des Ferments nach der Nahrungsaufnahme war entscheidend (Stufenuntersuchung).

3. Das Ferment muß sich auch im Verdauungssafte finden.

4. Das Ferment darf möglichst in anderen Drüsen nicht vorkommen.

Ein einziger beliebiger Extraktversuch ohne Vergleiche liefert keine einwandfreien Ergebnisse, denn es kann sich beim Fund auch um ein nur intracelluläres Gewebsferment handeln.[1])

1) Den Unterschied zwischen nur intracellulären Gewebsferment und extracellulären Ferment s. Pütter, Vergl. Physiologie, 1911, p. 243f., Hirsch, Gottw. Chr., Zur Kritik der Seidenpeptonmethode und der intrazellulären Protease, in: Ztschr. physiol. Chem., 1914, Vol. 91, p. 78.

c) Das weitere Verfahren. Es ist am besten, mit demselben Organextrakt auf mehrere Fermente zu prüfen der Beziehungen wegen. Ich füllte also z. B. 5 kleine Reagenzröhren mit je 1 ccm Fermentlösung (am besten Röhren von 17 mm Durchmesser und 95 mm Länge), dazu die unten angegebenen Substanzen zur Prüfung, etwas Toluol (nicht mehr als ein Tropfen, da sonst störende Niederschläge entstehen). Watteverschluß.

Von größter Wichtigkeit sind die Kontrollversuche, die unten bei jeder Fermentreaktion angegeben sind. Sie wurden gleichzeitig mit dem Versuch angestellt. Auf den nachfolgenden Fermenttabellen sind nur die Versuche als positiv angegeben, bei denen die Kontrollversuche negativ ausfielen.

Sämtliche Versuche wurden bei Zimmertemperatur, also bei ca. 23° C, ausgeführt. Erhöhte Temperatur hielt ich für unzweckmäßig für Wirbellose, denn sie entspricht nicht der Körpertemperatur des Tieres.

Die Prüfung dieser langsam wirkenden Fermente erfolgte am 1. Tage viermal, am 2. und 3. zweimal. Länger als 3 Tage die Ergebnisse abzuwarten, war zwecklos. Pipetten, Reagenzröhren und andere Geräte wurden peinlich sauber gehalten. Die Proben bei Casein und auf Lipase fanden so statt: mit einer Pipette wird ca. $^1/_2$ ccm dem Verdauungsgemisch entnommen, in ein kleines Reagenzrohr gespritzt und wie unten angegeben kontrolliert.

Zur Antisepsis mußte stets ein Tropfen Toluol beigegeben werden.

d) Einzelne Fermentreaktionen.

1. Auf Protease. Ich wandte 4 Methoden an. Die Caseinmethode[1]) ist vortrefflich: 0,1 g Casein mit wenig H_2O anrühren, mit 10 Tropfen 10% Sodalösung unter leichtem Erwärmen lösen, auf 200 ccm mit destilliertem Wasser auffüllen. Die Lösung wird in einer Flasche aufbewahrt, die mit Chloroformwasser vorher ausgespült wurde. Ein paar Chloroformkugeln auf dem Boden. — 5 ccm dieser Lösung mit 1 ccm der Verdauungsflüssigkeit mischen. — Prüfen (s. oben) durch Hinzufügen eines Tropfens 33% Essigsäure. Fällt das Casein nicht aus, so ist es nicht verdaut. — Recht geeignet war es, auch eine 0,5% Lösung zu gebrauchen. —

1) Michaelis und Ehrenreich, in: Biochem. Ztschr., Vol. 10, 1908, p. 283.

Sehr geeignete Technik mit guten Erfolgen. Man muß die Caseinlösung vor Fäulnis schützen und alle Tage nachprüfen, ob auch in der reinen Caseinlösung noch ein Niederschlag entsteht. Weitere Kontrollen mit dem Toluol-Seewasser und einem gekochten Verdauungsgemisch.

Die Methode mit Karminfibrin[1]) ist ebenfalls sehr geeignet, da sie sehr einfach ist und klare Ergebnisse zeigt; geeignet auch für kleine Verdauungsmengen. Auch kann man in ein aufgeschnittenes Organ Fibrin hineinlegen und den Zerfall beobachten; aber sichere Ergebnisse sind das nicht, wegen mangelnder Asepsis. Hergestellt wird es: frisches Fibrin mit Hackmaschine zerkleinert, lange ausgewaschen, im Handtuch ausgepreßt. Herstellung einer 5% Karminlösung in destilliertem Wasser mit ein paar Tropfen Ammoniak. Darin das Fibrin 24—48 Stunden. Wieder auswaschen, dann in Glaskrause mit eingeriebenem Glasstöpsel mit Glycerin eben bedecken. — Es werden ein paar Fasern zu 1 ccm der Verdauungsflüssigkeit hinzugetan; Rotwerden und Auflösung des Fibrins. Seewasser hat keinen Einfluß auf die Färbung, also ist eine Färbung mit Magdalarot nicht notwendig. Gelegentlich wurden auch Versuche mit alkalischen Verdauungsflüssigkeiten gemacht, ebenfalls keine Zersetzung des Farbstoffes. — Karminfibrin ist ratsamer als einfaches Fibrin, da es deutlicher zu erkennen ist in den oft trüben Flüssigkeiten. Allein eine Rotfärbung der Flüssigkeit ist noch kein Beweis für eine gute Verdauung; ich rechne nur solche Versuche als positiv, bei denen Fibrin deutlich verdaut wurde.

Die Seidenpeptonmethode[2]) hat sehr viel Bestechendes. Nach der Gebrauchsanweisung der Firma Hoffmann-Laroche (Grenzach, Baden) und nach Abderhalden[3]) ist die Bereitung folgende: Man verwendet eine 50% wässrige, klare Lösung von Pepton „Roche“ (ev. mit 10% Natriumcarbonat neutral machen). Dieser Lösung wird entweder die Fermentlösung hinzugefügt, oder das betreffende Organ wird hineingehängt. Dann wird Abscheidung von Tyrosinkrystallen beobachtet. Ich habe so gehandelt: das zu untersuchende Gewebe wurde auf einen Objektträger gebracht und ausgebreitet. Der Objektträger mußte ebenso wie das gleich ge-

1) Grützner, Habilitationsschrift, Breslau 1875.

2) Vgl. Hirsch, G. Chr., Zur Kritik der Seidenpeptonmethode u. d. intrazellulären Protease, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 91, 1914, p. 78.

3) Abderhalden und Schittenhelm, in: Ztschr. physiol. Chem.,

brauchte Deckglas sorgfältig mit Chloroformwasser gereinigt werden. Dann kommen 3—5 Tropfen Peptonlösung auf das Gewebe, dazu 1 Tropfen Toluol. Das Ganze in eine feuchte Kammer. Die Reaktion ist ausgezeichnet; in allen Fällen viele Tyrosinkrystalle. Kontrolle: sie gab mit Trypsin Merck Tyrosinkrystalle. Aber leider nicht nur diese betreffenden Drüsen, sondern auch sämtliche Kontrollen mit anderen Fleischstücken desselben Tieres und anderer Tiere zeigten nach einiger Zeit unverkennbare Tyrosinkrystalle, so z. B. Stück Fuß von *Natica* nach 19 Stunden, Geschlechtswerkzeuge und Niere desselben Tieres nach 20 Stunden, ein Stück Seitenmuskel von *Blennius* nach 23 Stunden, von *Martenia* ein Stück des Mantels nach 23 Stunden, von *Pleurobranchaea* ein Stück des Fußes nach 20 Stunden, von *Scyllium* Rückenmuskeln nach 15 Stunden (Kontrollen mit filtriertem Seewasser waren negativ). Auch alle Gewebe der Muscheln *Tapes*, *Lucina*, *Mactra* gaben positive Reaktion, dabei ist bisher bei Muscheln noch keine Protease nachgewiesen worden.

Gewiß, diese Gewebe geben nicht ganz so viel Tyrosinausscheidung wie z. B. die große Vorderdarmdrüse von *Natica*, bei der ich auch mit anderen Techniken Protease nachweisen konnte. Aber immer waren es viele deutliche Krystalle. Das ist sehr interessant, denn es spricht für eine überall vorhandene Gewebsprotease, wie sie ja auch schon sonst nachgewiesen worden ist. In diesem wie im klinischen Sinne hat die Seidenpeptonmethode ihre große Bedeutung und kann noch weiter ausgebaut werden. Aber leider ist sie zum Nachweis einer besonders lokalisierten und überschüssigen Protease in Verdauungsdrüsen nicht brauchbar, denn sie ist zu empfindlich.

Eine 4., selten von mir angewendete Methode ist die: man nimmt ein wenig Muskelfleisch von einem Krebs oder Fisch, zerzupft es, bis man unter dem Mikroskop deutlich die Querstreifung sieht, fügt dann von der Verdauungsflüssigkeit und einen Tropfen Toluol hinzu und stellt das Ganze in eine feuchte Kammer. Nach einiger Zeit kontrolliert man, ob der Muskel angedaut ist. — Die Methode eignet sich für ganz kleine Mengen Verdauungssaft. Sie ist aber deswegen nicht recht geeignet, weil sie für eine solche

Vol. 59, 1909, p. 230; Vol. 61, 1909, p. 421. — Abderhalden und Heise, ibid., Vol. 62, 1909, p. 136; Vol. 74, 1911, p. 409.

Menge Versuche, wie ich sie gleichzeitig ansetzte, zu mühsam ist und weil sie nicht aseptisch gehalten werden kann.

2. Die Prüfung der Amylase: zur 1% gekochten Stärkelösung kam ein wenig Chloroform, dann hielt sie lange. — 2 ccm Stärke mit 1 ccm Fermentlösung versetzt. Prüfung einer Probe mit verdünnter Lugol'scher Lösung. Zuckerprobe nach Moor und Trommer. — Kontrollen jedesmal: 1. mit Seewasser und Stärke, 2. mit gekochter Fermentlösung und Stärke, 3. das fertige Gemisch. Alles auf Zucker.

3. Die Prüfung auf Lipase: 6 ccm Olivenöl wurden mit 300 ccm destilliertem Wasser 1 Stunde im Schüttelapparat geschüttelt, dann überstehendes Öl mit Filtrierpapier abgesaugt. Aufbewahren in einer Flasche mit Chloralhydrat. — Zur Probe werden 3 ccm Emulsion mit 1 ccm Fermentlösung gemischt.[1]) Es wird sofort eine Kontrollprobe aus diesem Gemisch entnommen, diese wird geprüft, wie später alle Prüfungen angestellt werden: Hinzufügen der gleichen Menge absoluten Alkohols zur Lösung des Fettes. Titrieren mit $^1/_{10}$ n NaOH gegen einen Tropfen Phenolphtalein. Hinzugefügte Menge NaOH wird notiert. Prüfen täglich 3—4mal. Die Menge der gebildeten Fettsäure wird bestimmt durch die Menge der später hinzugefügten $n/_{10}$ NaOH weniger der ersten Kontrollhinzufügung.

4. Die Prüfung auf Cellulase: Fließpapier ist nicht geeignet, da es selten ganz reine Cellulose und zu schmutzig ist. Besser sind Zwiebelhäutchen, die man erhält, wenn man die Zwiebel auseinanderbricht und die feinen Häutchen herausnimmt, die die Schichten voneinander trennen. Diese Häutchen werden in kleine Stücke zerschnitten und 24 Stunden in eine 0.5% Karminlösung gelegt, dann gründlich gespült und in Glycerin gebracht. Hier kann man sie lange bewahren. Zum Versuch wird ein Stück in destilliertem Wasser abgespült und in 1 ccm der Fermentlösung gelegt. Ist Cellulase vorhanden, so löst sich das rotgefärbte Häutchen sichtlich. — Kontrolle mit Seewasser.

Die mikroskopische Untersuchung des Verdauungssaftes hat zu unten angegebenen Ergebnissen geführt. Ich habe den Verdauungssaft in Stufenuntersuchungen geprüft, zunächst bei schwacher Vergrößerung, später bei Emulsion. Ich könnte so die

1) Paul Mayer, in: Biochem. Ztschr., Vol. 2, 1906, p. 39.

Fortschritte der Verdauung am allmählichen Verfall der Nahrung feststellen, die Umbildung des Secrets usw. Aufschlüsse erhält man nur, wenn man Stufenuntersuchungen macht.

II. *Natica.*

Die Morphologie des Darmes ist bisher von Haller [1]) im ganzen beschrieben worden. Fischer [2]) untersuchte den Magen, Amaudrut [3]) den Vorderdarm. Die Darstellungen verfolgen kurz rein anatomische Fragen. Eine physiologische Deutung fehlt; Haller's Erörterungen darüber sind rein vermutende, falsche Vergleichungen mit dem Magen der Wirbeltiere.

Wegen der Schwierigkeit der Untersuchung eines so unterirdisch lebenden Tieres habe ich an ihm verhältnismäßig die wenigsten physiologischen Tatsachen unter den 4 untersuchten Formen feststellen können.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

Ein Blick auf Fig. A zeigt, daß der Vorderdarm von *Natica* in verschiedene Abschnitte zerfällt: vorn sitzt ein Pharynx auf, mit einem vertikal etwas ausgezogenen Rhynchostom. Der Ösophagus zieht glatt hin zum Magen; vorn sitzen ihm 2 Drüsen auf: die kleine und große Vorderdarmdrüse (Speicheldrüsen und jabot der Autoren).

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Die Nahrung gelangt zunächst in die Pharynxhöhle (S. 29). Im ausgestreckten Zustande ist diese Höhle geräumig, im zusammengezogenen dagegen erscheint sie auf einem Querschnitt wie ein schmaler sehr niedriger Raum, in den von rechts und links einige Falten hineinragen, die sich bei der Nahrungsaufnahme auseinanderschieben. Im hinteren Teile der Pharynxhöhle bemerkt man einen feinen, ziemlich langen Spalt in der Längsrichtung der Höhle. Dieser Spalt ist bedeutend erweiterungsfähig; durch ihn gelangt die Nahrung in den Ösophagus.

---

1) Haller, B. v., Die Morphologie der Prosobranchier, in: Morphol. Jahrb., Vol. 18, 1891, p. 465.

2) Fischer, H., Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1892, p. 293.

3) Amaudrut, A., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 1.

Der Ösophagus liegt vorn dem Pharynx dicht auf und steht mit ihm in Verbindung durch den ebenerwähnten Spalt. Er ist im Nichtgebrauch ein platter niedriger Gang wie die Pharynxhöhle, so daß im Querschnitt beide zusammen wie eine römische Eins aussehen: unten der Pharynxspalt, oben der Ösophagusspalt. Oder man kann es auch ansehen als eine große Höhle, in die von beiden Seiten, rechts und links, 2 mächtige Wülste hineingewachsen sind. AMAUDRUT [1]) legt auf diese Wülste besonderes Gewicht (La partie anté-

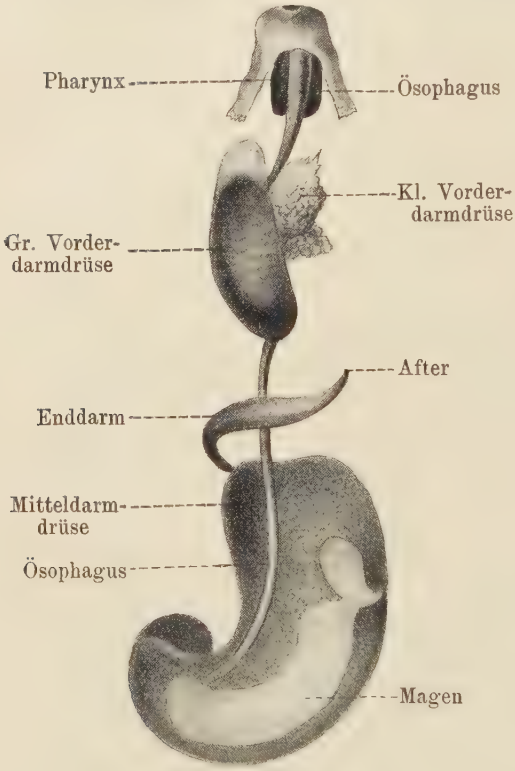

Fig. A.

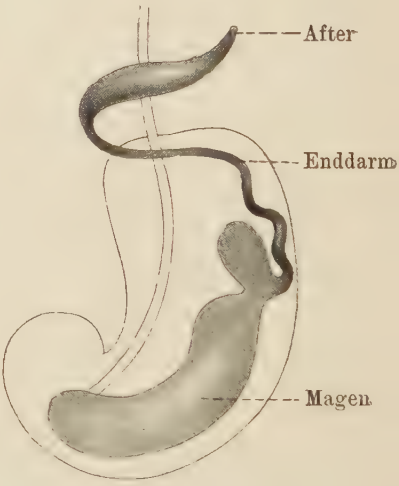

Fig. B.

Fig. A. *Natica hebraea.* Verdauungstractus. 2:1. Der After in natürlicher Lage. Nach frischen Tieren gezeichnet.

Fig. B. *Natica hebraea.* Die Mitteldarmdrüse ist durchsichtig gedacht, um den Verlauf des Enddarmes zu zeigen: wie ein S gekrümmt biegt er vom Magen aus nach vorn-unten und schlingt sich dann im Bogen um den Ösophagus herum. 2:1. Nach frischen Tieren.

1) a. a. O., p. 213.

rieure de l'oesophage est élargie et présente dans son intérieure les deux bourrelets supérieures).

An diesen Stellen münden die beiden Gänge der kleinen Vorderdarmdrüse, also gerade in den Spalt, der Pharynx und Ösophagus verbindet. Wenn hier das Secret der Drüse ausfließt, so muß es sich innig mit der durch den Pharynx aufgenommenen Nahrung mischen.

Gehen wir auf unseren Schnitten ein Stück weiter nach hinten, so tritt der Ösophagus aus dem Pharynx heraus; er erweitert sein Lumen und ist bald doppelt so geräumig wie im Pharynx. Von den beiden großen Wülsten ist nichts mehr zu sehen; vielmehr ist der Ösophagus vielgefaltet, man kann bis zu 60 Falten auf einem Querschnitt zählen. Je weiter der Ösophagus vom Pharynx entfernt ist, desto mehr Falten zeigt sein Inneres. Man kann sie auffassen als eine Oberflächenvergrößerung für große Bissen, wahrscheinlich auch als Leitrinnen für Nahrungsteilchen.

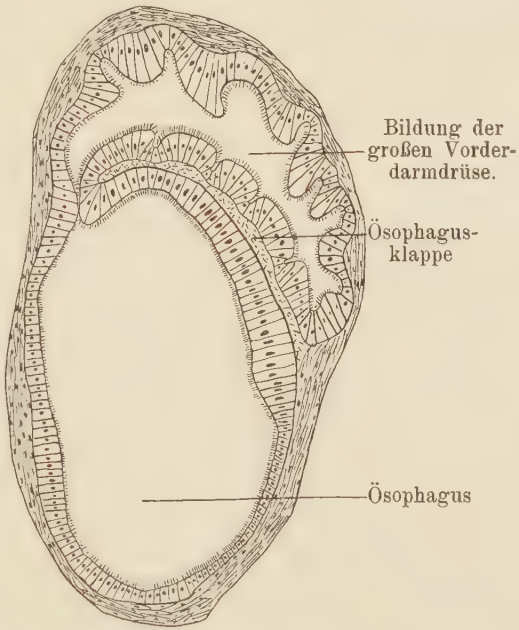

Fig. C. *Natica hebraea.* Querschnitt durch den Ösophagus. Die Ösophagusklappe schließt nach oben den Ösophagus gegen die sich bildende große Vorderdarmdrüse ab. (Hämatoxylin-Eosin.)

Eine kurze Strecke darauf wird die Wand des Ösophagus plötzlich wieder glatt. Allmählich kommt eine einzige große Falte von der Seite her, die mit spitzen Enden ins Lumen hineinragt (Fig. C). Sie wird bald so groß, daß sie das ganze Lumen in 2 Teile teilt, einen unteren großen, einen oberen kleinen, schmalen. Diese große Falte ragt nur von der einen Seite in den Ösophagus hinein: von der anderen Seite kommt ein stumpfer Längswulst, auf den sich die große Falte darauf legt. Sie liegt nun so, daß sie bei Druck von

unten nach oben die kleine, obere Höhle völlig abschließt, bei Druck von oben nach unten sich aber öffnet. Somit wirkt sie wie ein Ventil, das nur Stoffe von oben nach unten, aber nichts von unten nach oben hindurchläßt. Deswegen nenne ich diese Falte das Ösophagusventil.

Bevor wir jetzt den Osophagus weiter verfolgen, müssen wir zweier Drüsen gedenken, die dem Ösophagus auflagern. Es sind zwei Drüsen, eine hinten und eine vorn, von verschiedener Größe. Ich nenne darum die vordere, kleine die kleine Vorderdarmdrüse (Speicheldrüse der Autoren). Sie sitzt wie eine zerfetzte weiße Fläche dem Ösophagus auf und macht äußerlich durchaus den Eindruck einer einzigen Drüse; daß es zwei sind, kann man nur auf Schnitten feststellen. Sie sind weißgelblich, zusammen von etwa viereckiger Gestalt.

Ihr Aufbau ist folgender. Die Zellen sind maschenartig aneinander gelegt, polygonal. Ihr Inhalt ist hell, oft mit feinem, fadenförmigen Gerinnsel erfüllt. Ihre Kerne sind eiförmig, liegen zumeist der Zellwand an. Zahlreiche Gänge durchziehen das Ganze: sie sind mit einem längsgeordneten Zellenbelag ausgekleidet, der lange dünne Kerne zeigt. Ein ebensolcher Überzug bildet eine feine Hülle der gesamten Drüse. — Der Hauptgang jeder der beiden Drüsen ist stark mit Flimmern ausgekleidet. Er verläßt die Drüse, läuft ganz kurz frei und verschwindet sehr bald im Bindegewebe des Ösophagus (zieht also nicht frei bis zum Pharynx, wie Haller zeichnet). So dicht dem Ösophagus aufgelagert, läuft er unsichtbar rechts und links bis zu dem oben erwähnten Spalt, der den Ösophagus von der Pharynxhöhle trennt. Das Lumen erweitert sich vorn ein wenig. Die linke kleine Vorderdarmdrüse mündet weit vorn direkt in die Pharynxhöhle an einer Stelle, wo auf dem Querschnitt kein Ösophagus mehr sichtbar ist. Die rechte mündet etwas weiter hinten. Histologisch zeigt der Ausführgang Epithelzellen mit außerordentlich hohen Wimpern, die zum Abwärtstreiben des Secrets dienen. Um den Hauptgang in der Drüse und um die beiden Ausführgänge laufen Muskelfasern, die vermutlich das Secret durch Druck nach außen treiben. Der Raum zwischen kleiner und großer Vorderdarmdrüse ist ausgefüllt mit Bindegewebe; es glänzt wegen der dort eingestreuten Kalkkugeln.

Wir hatten den Ösophagus verlassen, als er eben das Ösophagusventil gebildet hatte und damit in zwei Räume zerfiel. Der obere,

kleinere Raum schwillt nun auf einmal mächtig an, wird viel größer als das Ösophaguslumen und liegt nun als ein mächtiges Organ da: die große Vorderdarmdrüse (jabot, Vorderdarmerweiterung der Autoren). Sie ist langgezogen-eiförmig, läuft meist vorn etwas spitzer zu als hinten. Ihre Farbe ist im Gegensatz zu der kleinen Vorderdarmdrüse dunkelbraun, nur die vordere Spitze erscheint weißlich; diese ist oft verschwunden, oft groß entwickelt.

Schneidet man den Ösophagus von unten her auf, klappt das Ösophagusventil herunter, so sieht man sofort, daß die große Vorderdarmdrüse von Querwänden durchzogen ist, die sich von oben nach unten erstrecken und von hinten nach vorn geordnet sind. Auch von oben kann man sie durch die Hülle sehen. Damit hat also die Drüse ihre Oberfläche bedeutend vergrößert. Aber nicht genug: diese Querwände sind wieder durchbrochen, so daß jetzt also Querbalken entstehen. Man bekommt auf Quer- wie auf Längsschnitten immer das gleiche Bild: eine rundliche Hülle umgibt von rechts nach links ziehende Streifen.

Jeder solcher Querbalken ist mit Drüsenzellen besetzt. Somit finden sich sehr viele Drüsenzellen in diesem merkwürdigen Organ. Untersucht man histologisch, so sieht man im Groben, wie in der weißen Spitze sich die Querwände nicht gebildet haben, sondern daß hier Längswände stehen, also senkrecht zu den Querwänden. Im feineren zeigt sich ebenfalls ein Unterschied: die Zellen der Querwände haben Secretzellencharakter, ich nenne sie also Secretzellen; die der Längswände haben wabiges Protoplasma, ich nenne sie also Wabenzellen. (Über die Histologie ihrer Arbeit s. S. 132; leider kann ich über eine verschiedene Arbeit dieser beiden Zellarten noch keine Aussagen machen.)

Die Secretzellen sitzen den Querbalken auf wie eine *Mytilus*-Kolonie um einen Baumstamm. Die Querbalken bestehen aus Bindegewebe mit länglichen Kernen. Sie bilden die Grundlage für die Secretzellen.

Die Wabenzellen sitzen ebenso starken Bindegewebssträngen auf, haben auch ziemlich großen rundlichen Kern. Das Protoplasma ist auffallend wabenartig gebildet.

Die Balken des Bindegewebes haben in sich Hohlräume, indem sie sich spalten und etwas auseinander biegen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um Blutlacunen handelt, mit

phosphorsauren Kalkkugeln in ihrem Randgewebe (Adventitia).[1]) Ich halte es für möglich, daß die Secretzellen aus diesen Lacunen die Stoffe zum Aufbau ihres Secrets entnehmen.

Hat der Ösophagus dergestalt die große Vorderdarmdrüse gebildet, so verläßt er damit die vordere Leibeshöhle (Fig. A). Er ist jetzt dicht in Bindegewebe eingehüllt, nur schwer zu verfolgen, am besten durch Einführen einer schwarzen Schweinsborste in den oben etwas aufgeschnittenen Teil auf dem Pharynx. — Jetzt steigt der Ösophagus nach oben-hinten gebogen empor, liegt dicht unter der oberen Körperdecke. Die hellen Kalkkörner seiner Bindegewebsumhüllung leuchten. Im Gewebe der Mitteldarmdrüse ist er nur undeutlich zu sehen, mit der Borste aber deutlich zu sondieren. Er zieht wohl $^3/_4$ der Länge der Mitteldarmdrüse mit ihrer Windung nach hinten und mündet an dem hinteren Bogen des Magens ein.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Die Arbeit des Vorderdarmes bei *Natica* ist: 1. die Nahrung aufzunehmen, 2. sie in den Magen zu leiten und 3. gleichzeitig die abgekratzten kleinen Nahrungsstücke mit dem Secret der Vorderdarmdrüsen zu einem Brei zu vermischen.

Die kleinen Vorderdarmdrüsen habe ich ohne Erfolg elektrisch gereizt, ich konnte keinen Saft gewinnen. Wegen ihrer Kleinheit lassen sich Extrakte nur schlecht auf Fermente prüfen; ich habe 10 Versuche gemacht (s. Tabelle 2, S. 55), habe auf Protease, Lipase, Cellulase geprüft, regelmäßig mit negativem Ergebnis (außer Seidenpepton, was in diesem Falle außer Bedeutung ist; s. S. 47). Regelmäßige Kontrollen sind selbstverständlich und werden nicht immer besonders erwähnt (s. S. 45)!

Da es bei der Kleinheit des Organs keine zuverlässige Reaktion auf Mucin gibt (den Stoff, der das schleimige Gleiten der Nahrung im Ösophagus bewirkt), so weiß ich nicht genau, ob diese Drüsen Mucin erzeugen; ich kann nur sagen: wenn man den Ösophagus aufschneidet, so fühlt er sich stark schleimig an. Da ich aber außer den beiden Vorderdarmdrüsen keine Drüsen entdeckt habe, so ist es mir sehr wahrscheinlich, daß der Schleim aus diesen beiden stammt; da nun die Zellen der großen Vorderdarmdrüse vorzugs-

1) Barfurth, D., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, p. 473. Näheres in meinen weiteren Mitteilungen über Reservekalk.

weise Secretkugeln ähnlich den Fermentkugeln (s. Kapitel Secretion) enthalten, so ist es mir wahrscheinlich, daß der Schleim in der kleinen Vorderdarmdrüse erzeugt wird; dafür spricht auch die Histologie.

Tabelle 2. *Natica*, Fermenttabelle.

Organ	Kleine Vorderdarmdrüse				Große Vorderdarmdrüse																			
Zeit					Hungertier									Freßtier										
Casein 0,05 %														23	8	23	2							
Casein 0,5 %			—					—	—		—	48	25	48	30									
Karminfibrin				—	—			—	—		—	28				—	—	43	40				—
— alk.				—	—			—																—
Seidenpepton	24	24				18	18	18	—											21	21			
Amylase			—	—				40	—	—	—	—	—											
Lipase			—	—					—	—		—	—											
Cellulase				—					—	—	—	—	—											

Organ	Mitteldarmdrüse mit Magen											— ohne Magen				Magensaft	
Zeit	Hungertier					Freßtier						Hungertier		Freßtier			
Casein 0,5 %						22?	40?	—			28						
Casein 0,05 %				—	—	—	—	—				—	—	—	—		
Karminfibrin				—	—	22?			30	40	48	36	—	—	—	—	6	7
— alk.				—		—						38					
Seidenpepton	19	19	19	—													
Amylase				30	—								—	48	20	18	
Lipase				45	—								—		—	18	
Cellulase													—		—	—	

Schneidet man die große Vorderdarmdrüse nach einer Mahlzeit auf, so sieht man zwischen den Balken eine braune Flüssigkeit mit feinen kleinen Secretkörnern darin, die wir im Kapitel Secretion (S. 133) noch kennen lernen werden. Niemals habe ich gleich nach dem Fressen Fleischstückchen zwischen den Balken gefunden; das Eindringen von Nahrung wird eben durch die Ösophagusklappe verhindert. — Reizt man die Drüse elektrisch, so sondert sie keinen Saft ab: also habe ich ihre Fermente leider nur an Extrakten prüfen können. Zunächst habe ich bei diesen Prüfungen recht widersprechende Ergebnisse bekommen, weil ich wahllos Hunger- und Freßtiere zur Probe nahm. Dann teilte ich, gab einem Tierhaufen reichlich zu fressen, einem anderen gar nicht (und

tat in jedes der Aquarien nur gleichstarke Tiere, da sonst die kleinen bald aufgefressen sind). Genaue Stufenuntersuchungen in bestimmten Stunden nach dem Fressen konnte ich leider nicht anstellen, da man den Augenblick der Nahrungsaufnahme nicht sicher beobachten kann, ja sogar nicht genau sagen kann, ob ein Tier des Haufens bestimmt gefressen hat. Deshalb ist *Natica* für diese ernährungsphysiologischen Fragen nicht brauchbar. Ich habe 29 Proben an Hungertieren gemacht. Die Fermenttabelle 2 zeigt, daß diese Versuche auf Protease, Amylase, Lipase, Cellulase negativ ausfielen (mit Ausnahme der Seidenpepton-Methode und eines Versuches auf Amylase, die hier nicht in Betracht kommen).

Bei Freßtieren (etwa 1—3 Tage nach dem Fressen) habe ich 17 Versuche gemacht, die ich leider nicht vermehren konnte, da ich zum Schluß keine Tiere mehr erhielt. Sämtliche Versuche nur auf Protease: 13 positiv und 4 negativ; Casein ist stets verdaut worden, einmal schon nach 2 Stunden, die 0,5%-Lösung wurde doppelt bis dreifach so langsam verdaut wie die 0,05%-Lösung; Karminfibrin wurde 3mal verdaut, 4mal nicht(!); Seidenpepton zählt nicht. — Was ist daraus das Ergebnis? 1. daß vielleicht die Secretkörner in den großen Vorderdarmdrüsenzellen eine Protease darstellen; doch ist es schwer, dies genau zu untersuchen, da ja auch der Magensaft frei bis zum Pharynx strömen kann und es möglich wäre, daß von ihm einige Tropfen in die Drüse gelangen trotz der Ösophagusklappe. Man kann jedenfalls Magensaft und Vorderdarmsaft nicht trennen; 2. scheinen die Secretkörner inaktiv beim Hungertier in den Bildungsvacuolen (s. Secretion) zu liegen, beim Freßtier aktiv zu werden; 3. kann die Protease nicht sehr stark sein, denn sie vermochte Karminfibrin in 4 von 7 Fällen nicht zu verdauen; 4. werden sich beim Freßtier wohl auch noch andere Fermente zeigen, die ich nicht mehr untersuchen konnte; 5. wird man wohl bei Stufenuntersuchungen günstigere Stadien finden und so genauer das Werden und Abflauen der Fermentkraft beobachten können.

Somit möchte ich annehmen, daß der Ösophagus mit Protease erfüllt ist, die durch die Ösophagusklappe aus der großen Vorderdarmdrüse austritt. Es ist aber sicher, daß diese Protease nicht auf die Beute durch den Mund gespien wird, also nicht außerhalb des Körpers wirkt (s. S. 29). Demnach wird die Nahrung im Ösophagus nur mit der Protease während des Gleitens zum Magen vermischt; sie wandert mit der Nahrung zum Magen, um hier weiter tätig zu sein.

2. Bau und Arbeit des Mitteldarmes.

Der Mitteldarm besteht aus einem länglichen Magen mit anhängender großer Mitteldarmdrüse.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Durch den Ösophagus gelangt die Nahrung in den Magen von hinten-oben im Gehäusegewinde. Bei ihrem weiteren Lauf und Verdautwerden muß sie also nach vorn und unten wandern. Der Magen erstreckt sich (Fig. A u. D) im Bogen nach unten als ein ca. 6 mm breiter und 25—30 mm langer Raum der Mitteldarmdrüse unverdeckt aufsitzend. Der Raum ist verhältnismäßig niedrig, vielleicht 2—3 mm hoch; doch vermag seine Decke sich zu heben, man findet sie nach der Mahlzeit hochgewölbt, der Magen ist dick mit Saft und feinen Nahrungsstellen erfüllt. Der Raum beträgt also etwa 200 cmm; wenn wir die Fleischmasse des Tieres auf 4500 cmm schätzen, so nähme also der Magen etwa $^1/_{22}$ oder 4,5% ein.

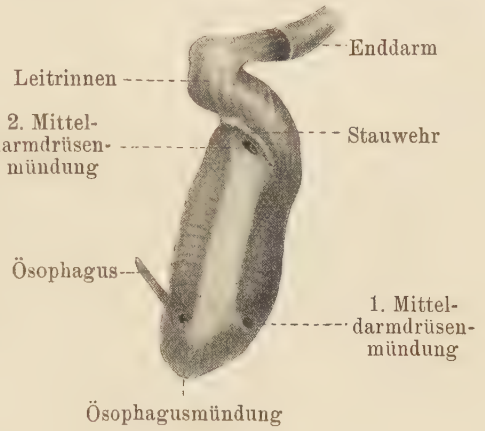

Fig. D. *Natica hebraea.*

Magen. Die Ränder des Magens sind aufgeschnitten, die Decke ist entfernt. Der Enddarm ist ein Stück geöffnet. Das Ganze liegt in natura gekrümmt nach unten geneigt; es ist hier auf eine Ebene übertragen. 2:1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

Es ist aus Fig. D zu ersehen, wie der Ösophagus im ersten Längenviertel seitlich von unten her in den Magen einmündet. Von der Eintrittsstelle aus läuft eine etwas gelbliche Bahn zu den beiden Mitteldarmdrüsenlöchern. Das 1. Drüsenloch liegt der Ösophagusmündung gerade gegenüber. Mit dem Secret, das aus ihm herausfließt, muß die Speise zuerst in Berührung kommen; sehr wahrscheinlich fließt das Secret auch in den Ösophagus hinein, um schon hier die Nahrung zu empfangen und anzudauen. — Eine 2. größere Mitteldarmdrüsenöffnung findet sich am unteren Ende des Magens: sie ist ca. 2 mm breit. Dicht hinter dieser Öffnung erhebt sich un-

vermittelt von links her eine große Hautfalte, umgibt im leichten Bogen die 2. Drüsenmündung und verläuft fast bis an die gegenüberliegende Längswand des Magens: sie neigt sich etwas gegen das 2. Loch zu, als solle sie allen Inhalt des Magens gegen den Magen zu stauen oder nur wenig durch den Engpaß zwischen ihr und der Längswand des Magens in den Enddarm hindurchlassen. Ich nenne sie deswegen das Stauwehr. Durch dieses wird also 1. die Nahrung im Magen zur Verdauung gestaut, 2. könnte hier eine mechanische Auswahl zwischen großen, unverdaulichen und verdaulichen Stücken stattfinden.

Haller's Beschreibung[1]) und Zeichnung lauten anders. Er untersuchte *Natica lineata*, ich nur *N. millepunctata* und *hebraea*. Es ergeben sich dabei folgende Unterschiede zwischen unseren Darstellungen: Haller zeichnet fig. 12 die „Falte" (unser Stauwehr wahrscheinlich) an den Vorderdarm; bei der Falte liegt aber gar keine Vorderdarmmündung, sondern am entgegengesetzten Ende. Die Falte in Haller's fig. 10 ist mir unverständlich. Seine „spaltförmigen Magendrüsen" sind vielleicht die Rinnen, die sich rechts und links von der gelben Bahn nach den Längswänden zu quer erstrecken. Solche Drüsen konnte ich an Schnitten nicht entdecken. — Ferner ist für die von mir untersuchten Arten unrichtig, daß der Magen (Haller, p. 473) „unmerklich in den Enddarm übergehe"; er ist vielmehr durch das Stauwehr deutlich vom Enddarm geschieden. — Ferner hat der Magen nicht eine einzige, sondern 2. Drüsenmündungen. Fischer[2]) zeichnet und beschreibt richtig 2 „Lebermündungen", es fehlt aber das physiologisch recht wichtige Stauwehr.

Die Histologie des Magens zeigt uns folgendes. Der Magenquerschnitt ruht langgestreckt der Mitteldarmdrüse auf; der Magen ist vollständig umgeben, also von der Mitteldarmdrüse abgetrennt, durch eine breite Bindegewebsschicht. Sein Epithel ist ein hohes, schmalzelliges Cylinderepithel mit länglichen Kernen, breitem Cuticularsaum und hohen Wimpern von $^1/_4$ Zellänge. Zwischen den Epithelzellen liegen wenige Schleimzellen mit deutlicher Schleimfärbung. In der ziemlich stark entwickelten Muscularis sah ich dünne schmale Muskeln mit länglichen Kernen. Man sieht deutlich, wie die Magendecke bei geringer Nahrungsmenge stark gefaltet ist, bei

1) In: Morphol. Jahrb., Vol. 18, 1891, p. 469.
2) In: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1891, p. 249.

vieler Nahrung sich prall gehoben hat. Fermentzellen kommen nicht vor!

Schon aus all diesen Befunden kann man auf die Arbeit des Magens schließen.

Die Mitteldarmdrüse ist recht groß. Sie nimmt (mit anderen kleineren Organen) den ganzen oberen Teil des Gehäuses ein, ist also dadurch spiralig gebogen. Ihr Bau ist (im Gegensatz zu der Mitteldarmdrüse z. B. von *Pleurobranchaea*) sehr zusammengepreßt, die Zellen sind dicht zusammengepackt, so daß man auf Schnitten zunächst gar keine Ordnung sieht. Es lassen sich folgende Zellarten unterscheiden: Secretzellen, länglich, mit vielen hellbraunen Körnern, die beim Freßtier fehlen (s. Kap. Secretion) — Resorptionszellen (s. Kap. Resorption) — Kalkbildungszellen (s. Kap. Reserven).

b) Die Arbeit des Mitteldarmes.

Die Aufgabe des Mitteldarmes ist die eigentliche Verdauung nach der Vorverdauung im Ösophagus, die nur gering sein kann. Die Tabelle 2 S. 55 zeigt, daß wieder zwischen Hunger- und Freßtieren unterschieden wurde, leider erst zu der Zeit, wo ich nur noch spärlich Tiere bekam. Ferner wurde zwischen der Mitteldarmdrüse mit Magen und ohne Magen geschieden, um so möglichst die Fermente der Mitteldarmdrüse festzustellen. Aus der Tabelle ist folgendes Ergebnis ersichtlich:

1. Mitteldarmdrüse mit Magen (also der gesamte Verdauungskomplex des Mitteldarmes): es wurden 13 Versuche beim Hungertier gemacht: Protease stets negativ (Seidenpepton zählt nicht), Amylase 1 : 1, Lipase 1 : 1. — Beim Freßtier 14 Versuche: Protease 10mal positiv, 5mal negativ, d. h. in Karminfibrin ward immer verdaut, Casein dagegen in 4 Fallen negativ, 3mal positiv. Dazu zeigten 2 Versuche mit reinem Magensafte (leider nur allzu gering erhältlich) Karminfibrin nach 6—7 Stunden verdaut. — Ich muß daraus schließen, daß sich beim Freßtier im Magen, resp. dem ganzen Mitteldarmtractus eine ziemlich starke Protease sich befindet, vielleicht auch eine Amylase und Lipase, was ich leider nicht mehr prüfen konnte.

2. Die Mitteldarmdrüse ohne Magen beim Hungertier: unter 8 Versuchen zeigt sich eine Protease niemals, Amylase 1 : 1, Lipase und Cellulase ebenfalls negativ. — Beim Freßtier: eine Pro-

tease zeigt sich niemals, Amylase ist stets positiv, Lipase 1 : 1, Cellulase stets negativ.

Daraus glaube ich schließen zu dürfen: 1. daß eine Protease in der Mitteldarmdrüse nicht gebildet wird, sondern nur von der großen Vorderdarmdrüse in den Magen strömt und hier vor allem tätig ist, — 2. daß vielleicht eine Amylase und Lipase in der Mitteldarmdrüse gebildet werden, die wohl auch im Magen tätig sind.

Genau den Ort der Proteasebildung festzustellen, ist kaum möglich, da man die Secrete, besonders bei *Natica*, nicht trennen kann. Sehr erschwerend kommt noch hinzu, daß man den Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme nicht feststellen, also keine Stufenuntersuchungen machen kann, die bei anderen viel Klärendes über die Fermentverhältnisse erbracht haben.

Ich mache ferner noch darauf aufmerksam, daß in vielen Fällen das Hungertier keinen verdauenden Saft gebildet hatte, dagegen beim Freßtier der Extrakt wirksam war. Ich komme auf diese Erscheinung später noch eingehend zu sprechen.

Der Ort der Verdauung ist nicht allein der Magen (vom Ösophagus sprach ich eben). 5 Stunden nach der Nahrungsaufnahme ist ein großer Gang der Mitteldarmdrüse dicht mit Nahrungsteilchen erfüllt: also auch in den Mitteldarmdrüsengängen wird verdaut. Der Enddarm kommt wegen des oben beschriebenen Stauwehres als Verdauungsort kaum in Betracht.

Die Wirkung des verdauenden Saftes im Magen ist ziemlich stark im Verhältnis zu dem anderer Schnecken. Reiner Magensaft 1 : 1 mit filtriertem Seewasser verdünnt (selbstverständlich immer Kontrollen) verdaute schon nach 6—7 Stunden das Karminfibrin. Auf Schnitten zeigte sich, daß 5 Stunden nach der Nahrungsaufnahme die Nahrung noch nicht völlig verdaut ist, man kann noch einzelne Stückchen unterscheiden. Nach 10 Stunden ist alles zu feinstem Gerinnsel zertrümmert. Nach 24 Stunden ist weitaus das Meiste resorbiert, der Rest fein zerschmolzen; die Kerne der Nahrung färben sich mit Hämalaun nicht mehr. Wir werden (S. 104 u. 117) die Verdauung im Verhältnis zu anderen Gastropoden als schnell bezeichnen müssen. (Die Gründe dafür führe ich später zusammenfassend an.)

Zu dieser chemischen kommt eine mechanische Aufgabe des Magens, die seine besondere und eigentliche Aufgabe ist, denn die Fermente werden ja nicht vom Magen, sondern den ihm ansitzenden Drüsenausstülpungen geliefert! Das hohe Wimper-

epithel des Magens hat die Arbeit zu leisten, daß es die feinen abgeschabten und schon etwas angedauten Nahrungsteile in die Mitteldarmdrüse hineinstrudelt und in den Rinnen hineinleitet. Zu demselben Zweck dient das Wimperepithel in den Drüsenhauptgängen, die nur Fortsetzungen des Magenepithels sind.

Der Magen muß ferner mittels seiner Muskeln die Nahrung mit den Fermenten mechanisch verwalken und verkneten. Es zeigt sich auf vielen Querschnitten, wie sich die Magendecke an einer Seite einbuchtet, um die Nahrung allseitig zu pressen und so besser in die Mitteldarmdrüse drücken und leiten zu können; von allen Seiten strudeln die hohen Wimpern.

(Unerklärlich ist es mir, daß ich im Magensafte stets Massen von Kalkkugeln fand, die deutliche Reaktion auf phosphorsauren Kalk gaben; s. das Kap. Reserven.)

In dem letzten zusammenfassenden und vergleichenden Abschnitt dieses Kapitels (Vergleichende Biologie der Verdauung) werde ich die Hauptschlüsse aus all dem ziehen. Um diese Vergleichsarbeit und die Übersicht zu erleichtern, darf ich jetzt ganz kurz in einem Schema das Bezeichnende der Verdauung bei *Natica* zusammenfassen:

1. Vorderarm sehr dünn mit zwei Drüsen. Leitung der Nahrung in kleinsten abgerissenen Stücken durch den Pharynx und Ösophagus in den Magen von oben-hinten. Eindringen der Nahrung in die große Vorderdarmdrüse unmöglich durch das Ösophagusventil. — Einspeichlung mit Protease. — Weg in den Magen frei.

2. Mitteldarm: Magen mit zwei Mitteldarmdrüsenmündungen oben und unten. Großer Raum: 4,5% des Körperraumes. — Stauung der Nahrung vom Enddarm her gegen den Magen durch ein Stauwehr. — Im Magen mechanische Durchknetung mit Fermenten und Transport zur Mitteldarmdrüse durch Pressen und Flimmern.

3. Verdauungsort: etwas im Ösophagus mit Protease der großen Vorderdarmdrüse. Vor allem im Magen mit Protease und Amylase. Auch in den Gängen der Mitteldarmdrüse.

4. Verdauungszeit: 5—10 Stunden alles zu feinsten Körnchen.

5. Fermente: Protease, Amylase, vielleicht auch Lipase.

6. Fermentwirkung: a) durchschnittliche Kraft (nur Freßtiere, nur positive Fälle, nur Protease) schätzungsweise: große Vorderdarmdrüse 29 Stunden — Mitteldarmdrüse mit Magen 33 Stunden. —

Magensaft 6 Stunden. — b) Schwankungen im Organ: beim Hungertier findet sich in der großen Vorderdarmdrüse und in der Mitteldrüse kein Ferment im Extrakt. Der Extrakt wird erst nach dem Fressen wirksam (Kritik dieser Schätzungen S. 103).

Dies alles gewinnt erst rechtes Licht durch die vergleichenden Betrachtungen auf S. 101.

III. *Murex trunculus.*

Die Morphologie des Darmes und seiner Anhänge ist früher von Leiblein [1]) klar, wenn auch mit einigen Fehlern dargestellt worden. Haller's [2]) Beschreibung ist ausführlich, aber nicht immer genau. Ferner hat Amaudrut [3]) vergleichend-morphologische Studien am Vorderdarm gemacht. Fischer [4]) hat den Magen (nicht ganz richtig) beschrieben, Oswald [5]) den Pharynx nach dem Typus *Buccinum*. Über die Histologie ist einiges von der großen Vorderdarmdrüse durch Haller bekannt.

Eine physiologische Untersuchung fehlt.

Ein Blick auf Fig. E lehrt: zum Vorderdarm gehören Pharynx, kleine Vorderdarmdrüse, Ösophagus, ein birnförmiges Organ, der Ösophagusblindsack und die große Vorderdarmdrüse. Zum Mitteldarm gehören Magen und die Mitteldarmdrüse.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Ich beschreibe hier zunächst das Makroskopische, die Histologie werde ich im 2. Teil vorlegen.

Der Vorderdarm beginnt mit dem Rüssel. Oswald gibt p. 152 an, daß er den gleichen Bau wie derjenige von *Nassa* und *Buccinum* habe, nur ein wenig kleiner sei.

Der Ösophagus legt sich beim eingezogenen Rüssel in eine Schlinge, ist beim ausgestreckten geradegezogen. Kaum tritt er aus

1) Leiblein, in: Ztschr. organ. Physik (Heusinger), Vol. 1, 1827, p. 1.
2) Haller, B., in: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1888, p. 154.
3) Amaudrut, A., in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 7, 1898, p. 240.
4) Fischer, H., in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 24, 1892.
5) Oswald, Ad., in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 28, 1894, p. 152.

dem Pharynx heraus, so bildet er eine birnförmige Erweiterung (Leiblein's Schlundkopf, Haller's birnförmiges Organ). Diesem unbekannten Organ sitzt eine zottige Drüse auf, die wahrscheinlich

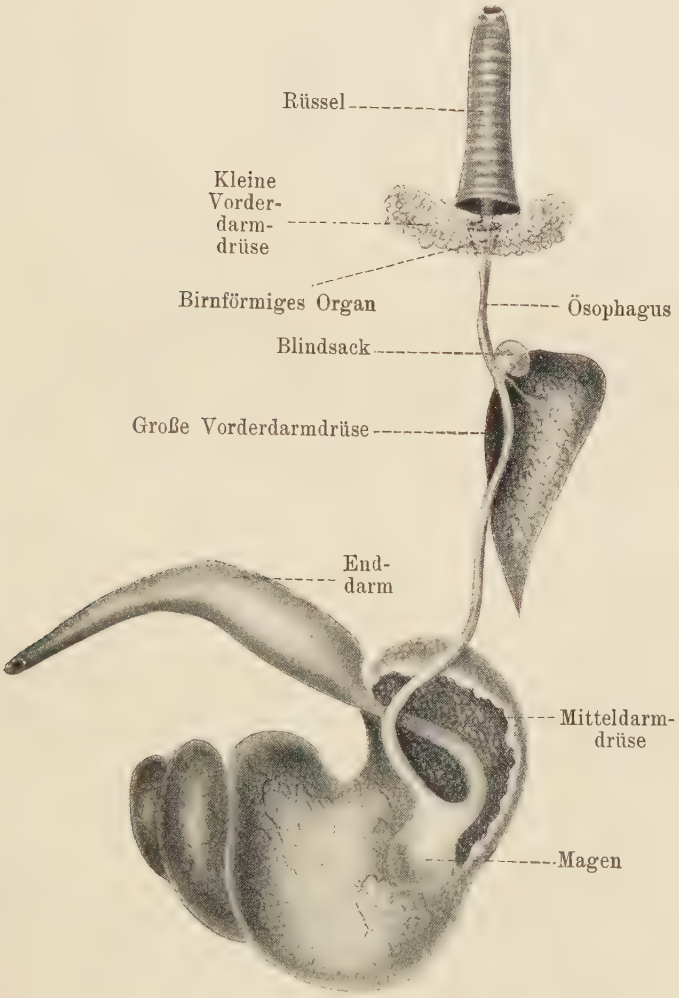

Fig. E. *Murex trunculus.*

Verdauungstractus. Die Decke der Atemhöhle ist bei der Präparation nach links hinübergeschlagen; damit auch der Enddarm, der in natura vorn-rechts mündet. Die kleinen Vorderdarmdrüsen sind in der Mitte durchsichtig gedacht, um das darunterliegende „birnförmige Organ" zu zeigen. Die Mitteldarmdrüse ist nach vorn zu, und oben etwas abgeschabt, um den von ihr zum Teil bedeckten Magen, das Ende des Ösophagus und den Anfang des Enddarmes zu zeigen. 2 : 1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

wie bei *Natica* aus zwei verklebten Drüsen besteht: die kleinen Vorderdarmdrüsen (Haller's Buccaldrüsen). Sie sind acinös, unregelmäßig gebaut, von gelblich-weißer Farbe; wie ein Fetzen liegen sie dem Ösophagus auf.

Eine kleine Strecke hinter dieser Drüse folgt am Ösophagus ein Blindsack (Haller's Himbeerdrüse, Leiblein's blinder Anhang). Leiblein fand ihn voll mit einer schmutzig weißen, flockigen Masse. Amaudrut sagt (p. 240), der Blindsack sei außerhalb des Ösophagus gelegen, in den er durch einen kleinen Excretkanal münde; sein Inneres sei faltig, über den Falten lägen große „unfärbbare Zellen".

Dicht neben dem Blindsack findet sich ein feiner Ausführgang der großen Vorderdarmdrüse (Amaudrut sagt Leiblein'sche Drüse, Leiblein Organ am Schlund). Sie ist dreieckig, hinten spitz, von brauner Farbe wie bei *Natica*. Ihre Oberfläche zeigt feine verästelte Riefen. Haller gibt folgenden histologischen Bau an (p. 157): sie sei acinös, ihre Hülle bestehe aus Muskeln und feinen Membranen; sehr dünne Ausführgänge, vorher ein großes Sammellumen. Die Zellen zeigen nach Haller's Abbildung ähnliche Secretkörner, wie ich sie bei *Natica* im Kapitel Secretion (S. 122) beschreiben werde: 7—8 Secretkörner liegen zu einer Rosette vereint in einer Zelle. Amaudrut sagt über die Histologie: in der Nähe des Secretkanals finde man Cylinderzellen, während die hinteren Zellen kubisch seien, gefüllt mit brauner Granula; also 2 Arten Zellen. Leiblein gibt an, daß bei Verletzung eine braune Masse herausströme, was ich bestätigen kann.

Aus Fig. E ist ersichtlich: der Ösophagus zieht nun weiter nach hinten, zunächst begleitet und ein wenig umschlungen von der großen Vorderdarmdrüse. Er verläßt jetzt die Höhle des Vorderdarmes, steigt empor in langem Rohre und tritt in das Gewebe der Mitteldarmdrüse ein, d. h. er verschwindet, vom Gewebe umschlungen; schabt man die Mitteldarmdrüse ein wenig ab, so kann man erkennen, wie er zum Magen hinzieht und einmündet. Einen solchen abgeschabten Zustand stellt Fig. E dar.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Wieder sind die Aufgaben des Vorderdarmes: Nahrungsaufnahme, Leitung der Nahrung zum Magen, Vermengen mit Fermenten.

Schneidet man den Ösophagus auf, so findet man seine Innenfläche stark glitschig. Diese Schmiere (vielleicht Mucin) muß von

dem Vorderdarm gebildet werden, wo, kann ich nicht sagen; vielleicht in dem birnförmigen Anhang, in welchem ich oft eine weiße schmierige Masse sah.

Die Fermentuntersuchung ist aufgebaut nach den einzelnen Organen; diese wurden in regelmäßigen Abständen nach dem Fressen geprüft: Stufenuntersuchung. Jede Stufe wurde 2 bis 3mal untersucht an 2—3 Tieren unter gleichen Bedingungen.

Die Extrakte waren stets neutral.

Tabelle 3. *Murex*, Fermenttabelle.

Organ	Kleine Vorderdarmdrüse												Große Vorderdarmdrüse											
Zeit	Hungertier			½ Std.		2		3 Std.			10 Std.		Hungertier			½ Std.		2 Std.		3 Std.			10 Std.	
Casein 0,5%		45	36	—		—	—	40	48		13		—	—	—	—	—			—	—	—	—	—	—
Karminfibrin	40	40	40	20	18	46	50	31	19	12	10		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Amylase	—	—	—			—		—		—	—		—	—	—	18		27	19	19	7	18	6	1½
Lipase	—	—	—		—			—		—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cellulase	—			—			—			—				—		—	—		—		—		—	

Organ	Mitteldarmdrüse ohne Magen												Magensaft											
Zeit	Hungertier			½ Std.		2 Std.		3 Std.		10 Std.			Hungertier		½	2	3 Std.			6	10 Std.			
Casein 0,5%	—	—	—	48	48	50	—	—	—	—	—	—	—		36	15	36		—	48		12		
Karminfibrin	40	50	—	18	30	40	40?		—	?	—	—	26	48	12	10	36	20		40	19			
Amylase	—	—	—	18	36	18	—	18	—	—	24	26		24		8		8	36	14		18		
Lipase	—	50?	36	—	36?	—	—	48	13	19	48	48		24	?		—	—	—	—	19			
Cellulase	—	—		48	36?	—	19	—	?	48								20		?				

Organ	Enddarm											
	Nicht gespült						Gespült					
Casein 0,5%		8	—	—	—	17	—	—	—	—		—
Karminfibrin	—	8	—	—	48	17	—	?	—	—	—	—
Amylase	—	—	24	—	18	17	—	41	—	—		
Lipase	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cellulase		—		—	—	—	—	—	—	—	—	—

Aus der Fermenttabelle 3 sind folgende Ergebnisse über die Fermente der kleinen Vorderdarmdrüse ersichtlich: 1. in der Drüse befindet sich zu allen Zeiten eine Protease, welche bei demselben Tier in der großen Vorderdarmdrüse stets fehlte, in

der Mitteldarmdrüse nur vom Hungertier bis zu 2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme vorhanden ist, im Magensaft stets sich findet, im Enddarm selten und nur bei Nichtspülen. Von 19 Versuchen sind 16 positiv.

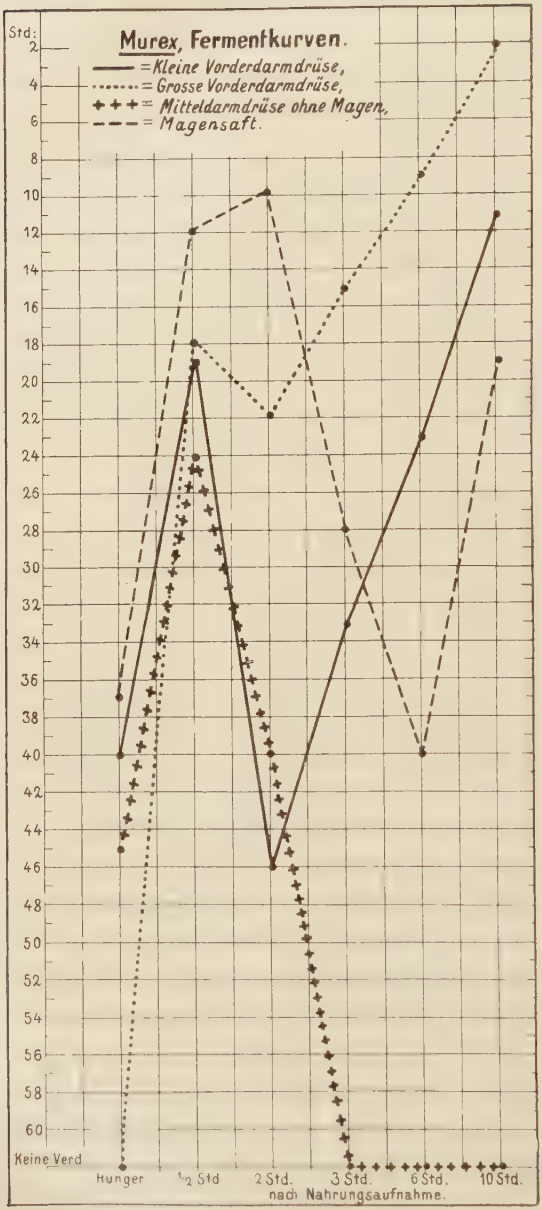

Fig. F.
Murex trunculus und *brandaris*.

4 Kurven der Verdauungsgeschwindigkeiten im Magensaft, im Extrakt der 2 Vorderdarmdrüsen und der Mitteldarmdrüse ohne Magen. Auf der Ordinate ist die Zeit nach der Nahrungsaufnahme abgetragen: Hungertier, ½, 2, 3, 6, 10 Stunden. Auf der Abzisse ist diejenige Zeit in Stunden abgetragen, welche die Protease braucht, um Casein und Karminfibrin zu verdauen; nur bei der großen Vorderdarmdrüse wurde die Amylase als Maßstab angewandt. Die Zeiten sind aus dem Durchschnitt sämtlicher Zeiten einer Versuchsstufe gewonnen. — Der Punkt unter 60 Stunden bedeutet: keine Verdauungskraft.

2. Die Reaktionsgeschwindigkeit kann ich ungefähr schätzen an der Zeit, welche diese Protease braucht, um zu verdauen; ich berechne sie aus dem Durchschnitt der 2 bis 3 Zeiten jeder Stufe.

Hierbei wurden nur die positiven Ergebnisse berücksichtigt. (Ich weiß, daß ich damit kleine Fehler begehe, s. S. 103.)

Die Durchschnittszahlen für jede Stufe sind:

Beim Hungertiere:	40 Stunden.
$^1/_2$ Std. nach Nahrungsaufnahme:	19 Std.
2	46
3	35
6	23
10	11

Diese Zahlen der einzelnen Stufen habe ich auf eine Kurve (Fig. F) übertragen, um sie besser und anschaulicher darzustellen; die kleine Vorderdarmdrüse ist mit —— bezeichnet. — Aus der Kurve ist ersichtlich: die Reaktionsgeschwindigkeit wächst in der ersten halben Stunde, fällt von $^1/_2$—2 Stunden, vermutlich weil sich die Kraft des Ferments aufbraucht und erst neues Ferment gebildet wird; dann steigt sie wieder gleichmäßig bis zu 10 Stunden. Somit beschreibt die Kurve der Verdauungszeiten ein N. — Die allgemeinen Schlüsse und Erklärungen s. S. 105—109.

3. Die 3 anderen Fermente, nach denen ich suchte, kommen hier nicht vor, wohl aber im Magensaft. Dies beweist, daß die gefundene Protease kein nach vorn getretener Magensaft sein kann. Eine rein intracelluläre Protease ist sehr unwahrscheinlich, denn die 4 Bedingungen von S. 44 sind erfüllt; unter anderem: das Ferment zeigt sich in Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme, und nur hier findet sich vor allem eine starke Protease.

4. Die sämtlichen Versuche „3 Std. bis 10 Std." zeigen, daß nur in der kleinen Vorderdarmdrüse und im Magensaft eine Protease sich befindet. Ich muß also annehmen, daß die Protease in der kleinen Vorderdarmdrüse gebildet wird und von hier zum Magen mit der Nahrung strömt.

5. Karminfibrin wird schneller verdaut als Casein.

Die Fermentuntersuchungen über die große Vorderdarmdrüse zeigen (S. 65):

1. In der Drüse befindet sich beim Freßtier stets eine Amylase, welche in der kleinen Vorderdarmdrüse stets fehlt, in der Mitteldarmdrüse oft, im Magen immer vorhanden ist. Ich muß daraus schließen, daß die große Vorderdarmdrüse der Hauptsecretionsort für Amylase ist.

2. Sämtliche andere Fermente fehlen; es kann sich also bei der Amylase nicht um nach vorn getretenen Magensaft handeln. Auch erscheint ein rein intracelluläres Secret (im Sinne von S. 47) unwahrscheinlich, da die Amylase ja in dem anderen Vorderdarmorgan fehlt, auch in der Mitteldarmdrüse selten ist. (Die 4 Bedingungen von S. 44 sind erfüllt.)

3. Das Schwanken der Fermentkraft ist in der Fermentkurve mit . . . . . graphisch dargestellt. Die Durchschnittszahlen sind für die einzelnen Stufen folgende:

Hungertiere:	keine Verdauung.
$^1/_2$ Std. nach der Nahrungsaufnahme:	18 Std.
2	22
3	16
6	9
10	2

Die Kurve schwankt wieder rauf, runter, rauf. Sie bildet also wieder entfernt ein N.

4. Das Hungertier hat keine nachweisbare Amylase im Extrakt. Es scheint, als würde das Ferment erst nach der Nahrungsaufnahme aktiv.

Es ist behauptet worden, eine Vorderdarmdrüse sei eine Säuredrüse wie die von *Tritonium*; DE LUCA u. PANCERI schreiben [1]): „Wir haben festgestellt, daß dieselbe freie H_2SO_4 sich ebenso in den Drüsen folgender Gastropoden findet: . . . . *Murex trunculus, brandaris* . . .“ PANCERI schreibt ein Jahr darauf [2]): „Bei *Murex trunculus* und *brandaris*, wo Prof. DE LUCA Spuren von H_2SO_4 gefunden hat, bin ich weder den Röhren noch den hohen Zellen begegnet.“ Fr. N. SCHULZ [3]) sagt, „das Secret ist nur schwach sauer“.

Ich glaube festgestellt zu haben, daß bei *Murex trunculus* und *brandaris* in den Vorderdarmdrüsen und in der Mitteldarmdrüse keine Säure vorkommt mit folgenden Beobachtungen:

1. spricht schon die Tatsache dagegen, daß *Murex* (wie oben S. 16 beschrieben) von *Asterias* verspeist wird. Als *Asterias* einen *Murex* fraß, habe ich wiederholt Neutralrot und Kongorot in See-

1) DE LUCA et PANCERI, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 65, 1867, p. 714.

2) PANCERI, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 10, 1868, p. 99.

3) In: Ztschr. allg. Physiolog., Vol. 5, 1905, p. 209.

wasser gelöst auf die Gegner gespritzt, ohne eine Reaktion auf Säure zu sehen.

2. Wenn man die Drüsen mit elektrischen Strom reizt, oder preßt, anschneidet, zerreibt, so zeigt weder Lackmus- noch Kongorotpapier irgendeine Reaktion.

Nach Vorstehendem erscheint es mir sicher, daß die Nahrung schon im Ösophagus mit der Protease der kleinen und der Amylase der großen Vorderdarmdrüse vermengt wird.

Durch den reichlichen Schleim des Ösophagus eingehüllt, wird die Nahrung in den Magen gebracht, zu dem der Eingang vom Ösophagus aus offen steht.

Merkwürdig ist es, daß *Murex* als Fleischfresser für Protease eine verhältnismäßig kleine Drüse am Vorderdarm besitzt, für Amylase eine auffallend große. Es ist mir dafür folgende Erklärung wahrscheinlich: wir hörten, S. 25, daß *Murex trunculus* und *brandaris* Spezialisten auf Krabben sind. Es ist bekannt, daß die Malacostraken große Mengen Glykogen in ihrem Fleisch besitzen; die Angaben schwanken: die größte Menge, die gefunden wurde, war 14,29 % Kohlehydrate der organischen Trockensubstanz bei *Astacus*. Es wäre denkbar, daß die auffallende Amylase in der größten Vorderdarmdrüse mit diesem reichen Glykogengehalt in Zusammenhang steht. Ganz befriedigt diese Vermutung nicht, denn es wird wohl mehr Eiweiß im Fleisch sein als Glykogen. Auf Glykogenase habe ich nicht geprüft; doch verdaut erfahrungsgemäß eine Amylase meist auch Glykogen.

2. Der Mitteldarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Den Mitteldarm bildet der Magen; ihm hängt die sehr große Mitteldarmdrüse an, die ihn größtenteils umschlingt.

Betrachten wir zuerst den Magen; er ist von Leiblein [1]) beschrieben worden. Seine Untersuchungen sind heute noch die besten, wenn auch einige kleine Irrtümer zu berichtigen sind. — Fischer beschrieb den Magen als „äußerst reduziert", ein Irrtum, der wohl daher kommt, daß der Magen zum Teil bedeckt ist von der Mittel-

1) In: Ztschr. organ. Physik, Vol. 1, 1827, p. 16 u. fig. 12.

darmdrüse; seine Abbildung ist zumeist falsch. — HALLER[1]) gibt an, daß nur eine einzige Öffnung der Mitteldarmdrüse vorhanden sei, was unrichtig ist.

Die Präparation habe ich so ausgeführt: ich schnitt am frischen Tier die Mantelhöhle auf, schlug die Decke nach links zurück und suchte den Ösophagus in der Verlängerung der Vorderdarmdrüsen. Dann schnitt ich den Ösophagus dicht hinter der großen Vorderdarmdrüse ab und drehte den ganzen Mitteldarm nach links herum, um den Enddarm zu sehen; dieser ist dicht neben dem Herzen an der Mitteldarmdrüse zu suchen durch vorsichtiges Abschaben der Mitteldarmdrüsenzellen über ihm; so kann man den Enddarm bis zum Magen, dann auch diesen freilegen. Dieses Bild zeigt uns Fig. E. Nun schnitt ich den Enddarm mit einer Scheere bis zum Magen auf, dann an dessen hinterem Rande entlang bis kurz vor den Ösophagus. Nun hob ich die Magendecke empor und erblickte das in Fig. G Dargestellte.

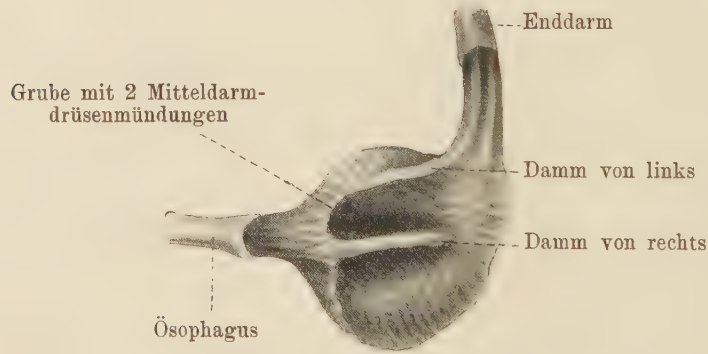

Fig. G. *Murex trunculus.*

Magen. Der Magen ist an den Rändern aufgeschnitten, die Decke ist fortgenommen; Stücke des Enddarmes und des Ösophagus sind geöffnet. 2 : 1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

Wir sehen in eine etwa $1^1/_2$—2 ccm große Höhle. Von rechts nach links kommen zwei Dämme, ein großer und ein kleiner. Beide begegnen sich ungefähr in der Mitte, gehen ein Stück aneinander vorüber und lassen so einen Hohlweg zwischen sich. Dieser Hohlweg führt hinein in eine Grube, auf deren Grunde sich zwei Löcher

1) In: Morphol. Jahrb., Vol. 14, 1888, p. 157.

befinden: die zwei Mündungen der Mitteldarmdrüse (gegen Haller, der gegen Leiblein nur eine einzige Mündung der Mitteldarmdrüse behauptet).

Der Damm, der vom Ösophagus herkommt, teilt den Magen in zwei Teile, erstens einen vorderen mit Grube und Hohlweg, zweitens einen hinteren mit zahlreichen Falten, die meist senkrecht zum Damm verlaufen.

Kommt nun die Nahrung den faltigen Ösophagus herabgewandert, so fällt sie zunächst in die Grube. Das Secret der Mitteldarmdrüse, das durch die beiden Mündungen ausströmt, bildet in der Grube einen Secretteich, in den die Nahrung hineinfällt und verdaut wird. Die Tiefe der Grube flacht sich allmählich gegen den Enddarm zu ab, rechts und links von den beiden Dämmen begleitet. Zwischen den beiden Dämmen muß die Nahrung hindurch (resp. der Kot aus der Mitteldarmdrüse) und kann jetzt zwei Wege gehen: entweder sie geht nach rechts hinunter in die hintere Abteilung des Magens, die eine ziemliche Tiefe besitzt, oder sie steigt in den Enddarm über. Nach dem Bau der Falten muß man annehmen, daß größere Nahrungsteile, die nicht unmittelbar in dem Secretteich verdaut und in die Mitteldarmdrüse aufgenommen werden, zunächst in diese hintere Abteilung des Magens gebracht werden. Die Falten des Hohlweges ziehen nämlich nach rechts hinüber und stehen bald senkrecht zu den Falten des Enddarmes. Dagegen führt der rechte Damm unmittelbar vom Hohlweg in den Enddarm. Jedenfalls sind größere Vorrichtungen, die Nahrung im Magen festzuhalten und den Übertritt in den Enddarm zu verhindern, nicht getroffen. Daher findet man im ungespülten Enddarm Nahrung und sämtliche Fermente des Magensaftes (s. Tabelle 3, S. 65). Wir können aus dem Bau des Magens und den Fermentbefunden schließen, daß der ganze Darm, vom Ösophagus bis zum Enddarm, als Verdauungsort arbeitet.

b) Die Arbeit des Mitteldarmes.

Die Leitung der Nahrung im Mitteldarm habe ich eben geschildert. Die schon von der Protease und Amylase der Vorderdarmdrüsen angedaute Nahrung fällt in die Grube oder gelangt in den hinteren Teil des Magens. Durch diese Grube hindurch wird die Nahrung in die Gänge der Mitteldarmdrüse gestrudelt, wo sie endgültig verdaut und resorbiert wird.

Zur Feststellung des Verdauungsablaufes in der Magenarbeit

habe ich mich mit Vorteil zweier Methoden bedient: ich habe erstens in einer Reihe von Zeitstufen nach der Nahrungsaufnahme den Mageninhalt makroskopisch und mikroskopisch geprüft, habe zweitens in denselben Stufen die Fermentkraft des Magensaftes und des Mitteldarmdrüsenextraktes untersucht. Beide Wege ergänzen einander.

1. Die Untersuchung des Mageninhaltes zeigte mir folgendes. Sticht man mit einer feinausgezogenen Glaspipette in den Magen eines Hungertieres, so findet man recht wenig von einer hellen, etwas gelblichen Flüssigkeit, fast ohne feste Bestandteile; nur einige Kalkblasen (s. S. 73 den Nachweis von phosphorsaurem Kalk).

Eine halbe Stunde nach dem Freßbeginn ist der Magen schon prall gefüllt mit gelblicher Flüssigkeit; beim Anstechen strömt wohl 1 ccm Saft mit Nahrungsteilchen in die Pipette. Bei Eröffnung des Magens zeigt sich die Nahrung schon ein wenig angedaut, aber noch in ungefähr so großen Stücken, wie sie die Radula dieses Tieres abzuschaben pflegt.

Nach 2 Stunden ist die Kalkmenge vermehrt, die Nahrung weiter angedaut. Die Farbe ist etwas dunkler geworden.

Nach 3 Stunden strömen etwa 2 ccm eines hellen Saftes in die Pipette. Im Saft fanden sich große Fettkugeln, die vielleicht aus der Nahrung stammen (sie sind kenntlich an der Schwarzfärbung mit Osmiumsäure), ferner sehr viel Kalkkugeln und viel Schleim. Man sieht das Karmin, das verfüttert wurde, deutlich in Reihen angeordnet: so wird es in den Rinnen zwischen den Falten fortbewegt: Leitung des Magens! Die Nahrungsteile sind zumeist verdaut; es liegen Reste zerdauter Stückchen in Strängen angeordnet.

Nach 6 Stunden ist von der Nahrung in der gelbbraunen Flüssigkeit nur noch ein feinster Detritus übrig. Die Haufen Kalk überwiegen vollständig bei mikroskopischer Untersuchung.

Nach 10 Stunden ist der Magensaft von Schleim dicklich wie beim Hungertier, aber von gelbbrauner Farbe.

Nach 24 Stunden zeigt der Mageninhalt dasselbe Bild wie beim Hungertier.

Um die Ergebnisse übersichtlicher zu machen, bringe ich sie auf beistehende Tabelle 4. Ich ziehe daraus folgende Schlüsse:

a) Die Flüssigkeitsmenge steigt und fällt: sie ist bei 3—6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme, zur Zeit der höchsten Verdauung, am größten. Nachher dickt sie ein und verschleimt.

b) Die Flüssigkeitsfarbe wechselt von hell zu dunkelbraungelb (10 Stunden), um dann wieder heller zu werden. Wir sehen, wie zur Zeit der höchsten Verdauung auch die dunkelste Farbe vorherrscht. Wir werden den Grund für diese Erscheinung im Kapitel Secretion kennen lernen (S. 143).

c) Die Nahrung ist schon zwischen 3—6 Stunden zu feinem Detritus zerdaut, der allmählich ganz gelöst und resorbiert wird. Wir können also zwischen zwei Vorgängen scheiden: 1. der Zertrümmerung oder Zerdauung und 2. der völligen Lösung! Nach 24 Stunden ist die Nahrung verschwunden.

Tabelle 4.

Murex, Befunde im Magen während der Verdauung.

	Hunger	$1^1/_2$ Std.	2 Std.	3 Std.	6 Std.	10 Std.	24 Std.
Flüssigkeitsmenge	sehr wenig	mittel	viel, c. 2 ccm	viel	viel	dicklich u. wenig	sehr wenig
Flüssigkeitsfarbe	hell	gelblich	gelb	heller	gelbbraun	dunkelbraungelb	—
Nahrung	—	angedaut	angedaut	zerdaut	feiner Detrit.	wenig Detrit.	—
Kalk	wenig	—	mehr	sehr viel	—	—	wenig

d) Es finden sich Kalkkugeln, die bei der Höchstverdauung am zahlreichsten sind. Sie sind von Fermentkugeln, die wir im Kapitel Secretion kennen lernen werden, dadurch deutlich unterschieden, daß sie sich in 3 % KOH nicht lösen. Sie sind als phosphorsaurer Kalk nachgewiesen (löslich in Ammoniummolybdänat mit HNO_3 unter Bildung der bekannten gelben rundlichen Krystalle; in Schwefelsäure schnell löslich unter Bildung deutlicher Gipskrystalle. Näheres siehe im Kapitel Reserven). Ihr periodisches Auftreten läßt vermuten, daß sie zu der Abscheidung des Secrets in irgendwelcher Beziehung stehen.

e) Die Nahrungsteilchen, welche die Radula abkratzt, werden

im Ösophagus und im Magen mit Schleim umpackt und in Längsrinnen geordnet weiterbefördert.

2. Prüfe ich nun den Magensaft auf Fermente, so ergeben sich folgende Tatsachen (s. Tabelle 3, S. 65):

a) Es kommen sämtliche geprüften Fermente mit verschiedenem Grade von Wahrscheinlichkeit im Magensafte vor: sicher ist die Protease mit 13 positiven und 2 negativen Fällen; sicher ebenfalls die Amylase mit 6 positiven und keinem negativen Fall. Unwahrscheinlich dagegen ist mir die Lipase, die nur 2mal erschien, aber 5mal nicht; desgleichen die Cellulase 1:1.

b) Casein wird durchschnittlich in 30 Stunden, Karminfribrin in 27 Stunden verdaut.

c) Es wurde auf den einzelnen Stufen durchschnittlich in folgenden Zeiten verdaut:

Beim Hungertier: nach 37 Stunden,

$^1/_2$ Std. nach Nahrungsaufnahme	binnen 12 Std.
2	10
3	28
6	40
10	9

Die Verdauungskraft ist also nach 2 und 10 Stunden am größten. Übertrage ich diese Zahlen auf eine Kurve, so erhalte ich die Kurve in Fig. F, die mit ----- bezeichnet ist. Wir erkennen wieder die uns bereits bekannte annähernde N-Form. Wir sehen jedenfalls, wie die Fermentkraft nicht dauernd gleichmäßig wächst und dann wieder langsam fällt, sondern wie das Ferment in Schüben secerniert wird. Das Genauere stelle ich bei der allgemeinen Vergleichung zusammen (s. S. 105).

Woher stammen nun die Fermente im Magensaft? Um diese Frage zu lösen, sehen wir die Extraktfermente in den drei Drüsen an. Es hatte sich bereits ergeben, daß in der großen Vorderdarmdrüse eine Amylase und in der kleinen eine Protease gebildet wird. Es ist nach dem Magenbau selbstverständlich, daß diese Fermente mit der Nahrung in den Magen gelangen.

Beteiligt sich die Mitteldarmdrüse auch an der Secretion dieser Fermente? (Prüfung unter den Voraussetzungen von S. 44). Für Protease zeigt sich (s. Tabelle 3 S. 65): beim Hungertier ist es ungewiß, 2mal positives Ergebnis, 4mal negatives (wie bei anderen Drüsen auch, aber nicht in der kleinen Vorderdarmdrüse).

In der Zeit von der Nahrungsaufnahme bis 2 Stunden danach findet sich Protease in 7 Fällen positiv, nur in 1 Falle ist der Versuch negativ. In der Zeit von 3—10 Stunden findet sich unter 9 Proben keine Protease mehr. Es wäre also gut möglich, daß auch hier eine Protease gebildet wird, die nach 2 Stunden in den Magen übergegangen ist, ohne neugebildet zu werden. — Eine Amylase ist in 6 Fällen gefunden worden, in 6 nicht. Wenn wirklich hier eine solche secerniert wird, so ist sie bedeutend schwächer als in der großen Vorderdarmdrüse; das zeigt die Versuchsreihe „10 Stunden". (Krukenberg, Arbeiten aus dem physiol. Institut zu Heidelberg, Vol. 2, 1882, fand in den Extrakten der „*Murex*-Leber" keine „Diastase").

Eine Lipase in der Mitteldarmdrüse ist mir sehr wahrscheinlich. Sie ist im Vorderdarm gar nicht vorhanden, im Magensaft selten, im Enddarm nie. In der Mitteldarmdrüse dagegen fand ich sie bei 12 Versuchen 8mal positiv, nach 3 und 10 Stunden (also im Höhepunkte der Verdauung) in allen Fällen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Fettspaltung wesentlich in der Mitteldarmdrüse stattfindet, daß das Ferment vielleicht gar nicht aus dem Drüsengang heraustritt, sondern das Fett erst angegriffen wird, wenn es in die Gänge der Mitteldarmdrüse eintritt.

Cellulase ist in 4:4 Fällen gefunden worden, ist mir daher zweifelhaft.

All diese Ergebnisse über den Ort der Secretion sind etwas unsicher bezüglich der Mitteldarmdrüse, weil man die Gänge nicht so sorgfältig spülen kann wie einen Magen. Es dringt bekanntlich Nahrung in die Gänge der Mitteldarmdrüse ein; auch hier findet eine Verdauung statt. Diese mit der Nahrung eingedrungenen Fermente erhält man immer mit dem Extrakt mit. Somit kann ich nur sagen: es ist mir wahrscheinlich, daß eine Protease in der Mitteldarmdrüse gebildet wird; dränge sie nur in die Gänge ein, so müßte sie ja gerade mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme vorhanden sein und nicht zuerst. — Auch Lipase dürfte sicher vorhanden sein. Für zweifelhaft halte ich Amylase und Cellulase.

Wenn ich allein auf Protease und nur auf positive Ergebnisse Rücksicht nehme (denn sonst mache ich zu große Fehler), so erhalte ich folgende Durchschnittszahlen für die einzelnen Stufen der Proteasekraft:

Die Protease braucht zum Verdauen:

beim Hungertier:	45 Stunden.
$^1/_2$ Std. nach Nahrungsaufnahme:	24 Std.
2	40
3	verdaut nicht
6	—
10	—

Übertrage ich diese Zahlen auf eine Kurve (Fig. F, S. 66: Bezeichnung +++++), so sehe ich auch das Auf und Nieder, die N-Form ist aber nicht ausgeprägt.

Diesen Verdauungsversuchen ist gleich anzuschließen, daß auch im Enddarm Fermente gefunden wurden, Protease und Amylase, dagegen Lipase und Cellulase nicht. Ich habe diese Versuche nur an Freßtieren und nur mit dem Unterschied gemacht, daß ich einmal den Enddarm gründlich ausspülte, ein andermal ihn unberührt ließ und extrahierte. Spülte ich nicht, so fand ich in 5 Fällen eine Protease, in 6 nicht (s. Tabelle 3, S. 65), in 3 Fällen eine Amylase, in 3 nicht. Spülte ich, so habe ich in 14 Fällen eine Protease nicht gefunden, nur in einem Falle ein positives Ergebnis. — Der Bau des Magens lehrt uns, daß Nahrung und Verdauungssäfte sehr leicht aus dem Magen in den Enddarm übertreten können. Wie wir später sehen werden, erweitert sich der Enddarm ziemlich. In dieser Erweiterung scheint eine Nachverdauung stattzufinden. Auch fand ich recht viele jener unerklärten Kalkkugeln (S. 73).

Jedenfalls geht aus diesen Versuchen hervor, daß der Enddarm selbst nicht secerniert.

Fassen wir wieder kurz und schematisch das Wesentliche der ersten Fragen der Verdauung bei *Murex* zusammen:

1. Der Vorderdarm. Sehr dünn und lang, mit 2 Drüsen und 2 Erweiterungen. — Leitet die Nahrung in kleinen abgeschabten Stücken in den Magen. Weg in den Magen ist frei. — Einspeichelung mit Protease und Amylase. In den Drüsen keine Säure. — Die Nahrung wird in Längsfalten verschleimt und transportiert.

2. Der Mitteldarm. Magen mit zwei Mitteldarmdrüsenmündungen in einer Grube und zwei Leitlängsfalten. Ohne Stauwehr gegen den Enddarm, mit faltiger hinterer Kammer.

3. Verdauungsort. Im Ösophagus Protease und Amylase

der beiden Vorderdarmdrüsen. — Hauptverdauung im Magen und in den Mitteldarmdrüsengängen. Auch im Enddarm Nachverdauung wahrscheinlich.

4. Verdauungszeit. In Stufenuntersuchungen im Magen. Nahrung nach 3—6 Stunden zertrümmert, nach 10 Stunden verdaut.

5. Secretionsort. Kleine Vorderdarmdrüse nur Protease, große Vorderdarmdrüse nur Amylase (vielleicht in Beziehung zum Glykogengehalt der Nahrung). Mitteldarmdrüse: Protease, Lipase, dagegen Amylase und Cellulase zweifelhaft.

6. Fermente. Protease in kleiner Vorderdarmdrüse, im Magensaft, wahrscheinlich auch in der Mitteldarmdrüse. — Amylase in der großen Vorderdarmdrüse und im Magensaft, vielleicht auch in der Mitteldarmdrüse. — Lipase nur in der Mitteldarmdrüse.

7. Fermentwirkung.

a) Durchschnittliche Kraft im Reagenzglase:

Kleine Vorderdarmdrüse	32,5 Std.	28,6 Std.
Große „	14,4	
Mitteldarmdrüse	41	
Magensaft	27,6	

b) Schwankungen im einzelnen Organ:

Verdauungskurve in N-Form deutlich bei
Kleine Vorderdarmdrüse,
Große „
Magensaft.

Undeutlicher dagegen bei der Protease der Mitteldarmdrüse.

All diese natürlichen Beziehungen erhalten erst das rechte Licht durch die gedanklichen Beziehungen zwischen den analogen Arbeiten der einzelnen Formen (s. S. 101).

IV. *Pterotrachea.*

Über den Darm von *Pterotrachea* liegen zwei kurze, rein morphologische Untersuchungen von Leuckart [1]) und Gegenbaur [2]) vor. Nach meinem Neapler Aufenthalt bekam ich die Arbeit von Cohn-

1) Leuckart, R., Beitr. z. Naturgesch. d. Cephalophoren: Bau d. Heteropoden (Giessen 1854), p. 38.

2) Gegenbaur, C., Unters. über Pteropoden u. Heteropoden (Leipzig 1855), p. 168.

heim [1]) in die Hand, der als erster physiologische Untersuchungen am Heteropodendarm gemacht hat: über den Aufnahmereiz, den Geschmackssinn, die Bewegung des Darmes.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

Der Darm von *Pterotrachea* gehört einem anderen Typus an, als die beiden eben besprochenen Formen ihn darstellen. Wir sahen, wie bei *Natica* und *Murex* der Vorderdarm zur Nahrungsaufnahme, Leitung zum Mitteldarm und zur ersten Vermengung mit den Fermenten dient; die eigentliche Verdauung aber findet im Mitteldarm statt. — Der andere Typus, dem *Pterotrachea* und *Pleurobranchaea* angehören, ist: der Vorderdarm dient auch zur Nahrungsaufnahme und Leitung, aber in ihm wird hauptsächlich verdaut, da der kleine Mitteldarm die gewaltigen Nahrungsmengen nicht bewältigen kann. Zu diesem Zweck erweitert sich der Vorderdarm beträchtlich zu einem Kropf (Näheres S. 111—118).

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Er ist im Gegensatz zu den bisherigen Formen sehr einfach gebaut; er besteht nur aus zwei Teilen, dem Pharynx und dem Kropf. Der Pharynx ist von Leuckart [2]) eingehend beschrieben worden. In ihn münden zwei ganz kleine, als rudimentär bezeichnete Speicheldrüsen ein.

Der Vorderdarm zieht zunächst als ein Ösophagus, d. h. als ein langgestreckter, dünner Schlauch nach hinten. Er verläuft, wie Fig. H zeigt, gradlinig im rüsselähnlichen Vorderkörper, biegt dann in einem stumpfen Knie um und erstreckt, sich wenig erweitert, aber sehr erweiterungsfähig bis zu einem „roten Punkt". Vom Knie ab möchte ich den Vorderdarm als Kropf bezeichnen, denn hier beginnt der Verdauungsort (s. Definition S. 38). An dem „roten Punkt" ist der Kropf ein wenig eingeschnürt und geht dann ohne erkennbare Differenzierung in den Mitteldarm über.

Physiologisch recht wichtig ist dieser „rote Punkt", dem merkwürdigerweise alle Autoren bisher wenig Aufmerksamkeit schenkten.[3]) Er bildet wohl den Grenzstein zwischen Vorder- und Mitteldarm

1) Cohnheim, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 80, 1912, p. 95.

2) Siehe vorige Seite Anmerkung 1.

3) Cohnheim (a. a. O.) irrt, wenn er angibt, „der ganze Darmkanal von der Mundöffnung bis zur Leber ist durchaus eine Einheit, Scheidungen in verschiedene Abschnitte sind nicht vorhanden".

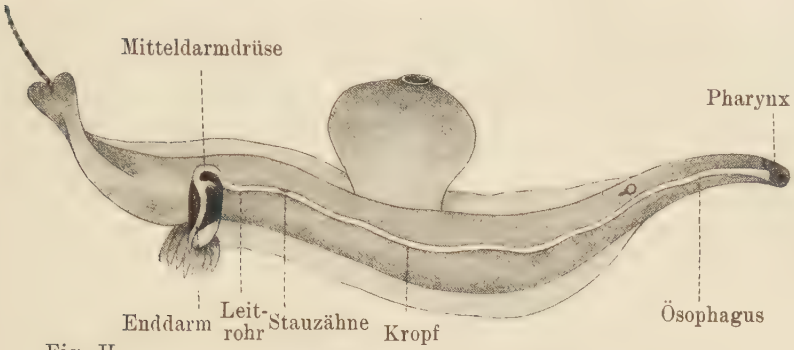

Fig. H.

Fig. J.

Fig. K.

Fig. L.

Fig. M.

Fig. N.

Fig. H—N. *Pterotrachea mutica.* 6 Bilder nach der Natur; etwas vergrößert Der Kropf ist natürlich durchsichtig, der Enddarm und die Mitteldarmdrüse sind durchsichtig gedacht. Fig. H Hungertier; Fig. J 5—10 Minuten nach der Nahrungsaufnahme; Fig. K 1—3 Stunden; Fig. L 4 Stunden; Fig. M 7 Stunden; Fig. N 20 Stunden. — Die Bilder sollen zeigen: das Zuströmen des Saftes aus der Mitteldarmdrüse, den Ablauf der Verdauung, die Absperrung des Kropfes gegen den Mitteldarm, die Zeit der Verdauung, die Kotbildung.

Fig. J—N nach dem Leben gezeichnet.

(doch müßten dies ontogenetische Untersuchungen feststellen); er besteht aus 3 roten Epithelhöckern, die mit ihren Spitzen ineinander greifen und auf breiter Grundlage den Wänden des Kropfes ansitzen. Sie bilden so eine enge Pforte, die den massigen Kropfinhalt gegen den Mitteldarm zu staut und zunächst nur kleinste verdaute Teilchen hindurchläßt. Ich nenne sie deswegen die Stauzähne. Sie zeigen eine polygonale Felderung und haben starke Wimpern.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Wie ausgezeichnet läßt sich bei diesem Tiere die Arbeit des Vorderdarmes, das Nahrungsleiten und Verdauen, beobachten! Durch die glasklare Körperwand dieses Planctonten sieht man auf das Deutlichste den Eintritt der Nahrung, ihre Leitung, Auflösung, Transport zur Mitteldarmdrüse.

Ich habe 6 Zeichnungen nach der Natur angefertigt (Fig. H—N), welche die Arbeit des Vorderdarmes und den Ablauf der Verdauung stufenweise hintereinander zeigen sollen, wie er sich beim lebenden Tier offenbart (Vorderdarm nach der Natur; Enddarm und Mitteldarmdrüse sind schematisch durchsichtig gedacht).

Fig. H zeigt uns ein Hungertier: der Kropf hängt in dünnen schlappen Wellenlinien im Körper, nur die Stauzähne heben sich ab.

Fig. J. 5—10 Minuten nach der Nahrungsaufnahme: es ist Nahrung durch den Pharynx aufgenommen; sie wird durch starke Peristaltik bald dem Kropfe zugeführt. Kaum hat die Nahrung den Pharynx durchschritten, so tritt sofort Verdauungssaft aus der Mitteldarmdrüse in das „Leitrohr“ hinein (!), das alsbald prall mit hellbraunem Saft erfüllt ist (in der Zeichnung an der Schattierung zu sehen). Man erkennt deutlich, wie sich der Saft allmählich durch die Stauzähne in den Kropf ergießt, noch ehe die Nahrung bis ganz in den Kropf gelangt ist; hier im Kropf nimmt der Saft die Nahrung in Empfang. Es muß also eine nervöse Leitung vom Pharynx zur Mitteldarmdrüse vorhanden sein, welche das Eindringen von Nahrung meldet und vielleicht auch den Reiz für die Absonderung des Saftes abgibt (S. 109).

Die Nahrung wird schnell vom Pharynx zum Kropf geleitet, bei kleineren Bissen oft in 4—6 Sekunden. Sie wird von der Peristaltik mit dem Saft umhüllt, nach vorn gepreßt, dann wieder nach hinten. In einzelnen Abschnürungen arbeitet der ganze Kropf mit schneller peristaltischer Bewegung. Ein neuer Nahrungsschub

kommt von vorn, wenn die Nahrung zu groß ist, um mit einmal verschlungen zu werden, sofort strömt ihm ein Schub mit Saft entgegen und nimmt ihn auf. So wird im Kropf die Nahrung durchgewalkt und mit Saft verknetet.

Fig. K. 1—3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Nahrung ist schon etwas angedaut. Es fließt kein Saft mehr aus der Mitteldarmdrüse, das Leitrohr (s. S. 83) ist leer. Die Stauzähne sperren Saft und Nahrung dicht gegen das Leitrohr zu ab. Die Nahrung ist jetzt zu einer einzigen Wurst zusammengeknetet und liegt am hinteren Ende des Kropfes in einer großen Erweiterung, dicht den Stauzähnen angelagert. Heftige Peristaltik und Antiperistaltik.

Fig. L. 4 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Ein guter Teil der Nahrung ist vollständig oder zu feinen Teilchen zerdaut. Verdauungssaft mit solchen kleinsten Stücken gemengt tritt durch die Stauzähne hindurch; vielleicht öffnen sich jetzt diese ein wenig, denn vorher konnte nicht einmal der Saft hindurchtreten. So gelangt die zerdaute Nahrung in das Leitrohr, wird in peristaltischen Schüben zur Mitteldarmdrüse gebracht und hier resorbiert. Die Fleischstückchen im Kropf sind schon zusammengeschmolzen, die groben und festeren Teile werden von den Zähnen zurückgehalten.

Fig. M. 7 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Verdauung ist fast beendigt, es gehen jetzt auch gröbere Reste durch die Stauzähne hindurch, die sich wohl also noch weiter öffnen müssen. In peristaltischen Schüben werden sie zum Enddarm befördert. Dieser beginnt sich langsam mit den Nahrungsresten zu füllen und bildet eine deutliche Schleimhülle um sie. So entsteht ein Kotfaden.

Fig. N. 20 Stunden nach der Nahrungsaufnahme. Die Verdauung ist beendet. Im Kropf sieht man nur noch wenige grobe Reste zu einem schwarzen kleinen Klumpen geballt, die auch bald durch den Enddarm herausbefördert werden. Die feine und gelöste Nahrung wird resorbiert, die groben unverdaulichen Reste (Chitin, grobe Karminkörner) sind unmittelbar in den Enddarm gewandert und hängen in langem Kotfaden zum After hinaus. —

Die mikroskopische Untersuchung des Kropfsaftes zeigte nichts Bedeutendes: Kalkkugeln sah ich nicht, dagegen waren Fermentkugeln sehr häufig (s. das Kapitel Secretion, S. 147).

Schon diese Untersuchungen des von außen sichtbaren Ablaufes der Verdauung zeigen, daß von Fermenten eine starke Pro-

tease im Kropf vorhanden sein muß. Diese unmittelbare Beobachtung ist die beste Prüfungsmethode; die chemischen Untersuchungen im Reagenzglase sind nur vergleichend wertvoll. Ich habe nochmals mit Casein und Karminfibrin nachgeprüft (s. Tabelle 5 S. 84), vor allem um die Geschwindigkeiten vergleichen zu können und so gewisse Anhaltspunkte zu gewinnen. Ich habe leider nur zwischen Hunger- und Freßtieren unterscheiden können und konnte keine weiteren Stufenuntersuchungen machen, da ich nicht genug Tiere bekam. Die Tabelle 5 zeigt, daß der Kropfinhalt des Hungertieres (mit Toluol-Seewasser 1 : 1 verdünnt) in 4 Versuchen keine Protease enthielt — der Kropfsaft des Freßtieres dagegen (ebenso verdünnt) enthielt in 5 Versuchen jedesmal eine starke Protease, im Durchschnitt nach 15 Stunden. Die Reaktion des Kropfsaftes war stets neutral.

Vergleichen wir die obigen Stufenuntersuchungen mit diesen Reagenzglasversuchen, so können wir schließen: 1. daß eine starke (vielleicht trypsinähnliche) Protease vorhanden ist, die 2. erst nach der Nahrungsaufnahme im Kropf wirksam ist; sie tritt, wie die Stufenuntersuchungen zeigen, aus der Mitteldarmdrüse in den Kropf ein. 3. daß diese Protease unter natürlichen Bedingungen (vor allem gleichmäßiger Abfuhr der Verdauungsprodukte) und unverdünnt doppelt bis 3fach so schnell wirkt wie unter den künstlichen Bedingungen im Reagenzglase.

Auf andere Fermente habe ich leider nicht mehr prüfen können. Da sich aber in dem Mitteldarmdrüsenextrakt eine Amylase findet (S. 83), so ist es sehr wahrscheinlich, daß sie auch im Kropfsaft vorkommt.

2. Der Mitteldarm und seine Arbeit.

Findet im Kropf die Hauptverdauung statt, so können allgemein im Mitteldarm 2 Fälle eintreten: entweder es ist ein kleiner Magen gebildet, der eine weitere Verdauung ermöglicht, oder dieser ist nicht entwickelt, und die Verdauungssäfte strömen, beladen mit den Verdauungsprodukten, unmittelbar in die Mitteldarmdrüse (oder als Kot an ihr vorbei in den Enddarm, von hier nach außen).

Letzter Typus ist bei *Pterotrachea* ausgebildet: ein Magen fehlt, die Verbindung von Enddarm mit dem Vorderdarm ist ohne jede Erweiterung.

a) Der Bau des Mitteldarmes.

Als Mitteldarm möchte ich bezeichnen: das Leitrohr von den Stauepithelhöckern bis zum Enddarm, und ferner die Mitteldarmdrüse, welche dem Ende des Leitrohres aufsitzt.

Der Bau des Leitrohres ist ähnlich dem des Ösophagus. Es ist leer stark faltig, zeigt hohes Cylinderepithel. Wie aus Fig. H—N ersichtlich, biegt es in ziemlich scharfem Knie nach oben, läuft ein Stück am Eingeweidekern (Mitteldarmdrüse, Geschlechtsorgane und Niere) empor und biegt oben in diesen hinein; so hat es im ganzen S-Form. An der Übergangsstelle in den Enddarm geht ein Seitenweg in die Mitteldarmdrüse hinein. Hier müssen besondere Vorrichtungen angebracht sein, welche verhindern, daß die Nahrung in den Enddarm, daß der Kot in die Mitteldarmdrüse gelangt. Es muß hier also eine Nahrungssonderung stattfinden.

Enddarm und Mitteldarmdrüsengang laufen nun ein Stück nebeneinander her, bis der Drüsengang blind endigt.

Über den Bau der Mitteldarmdrüse hat Frenzel berichtet, daß „Körnerzellen und Keulenzellen" gefunden wurden. Seine Abbildung ist unklar.

Die Drüse ist außerordentlich kompakt, auf kleinsten Raum sind hier zwei wichtige und verschieden arbeitende Zellarten zusammengedrängt, Secretzellen und Resorptionszellen. Hohlräume sind selten zu sehen.

b) Arbeit des Mitteldarmes.

Wir sahen bei den Stufenuntersuchungen, wie der gelbliche Saft im Augenblick der Nahrungsaufnahme durch die Stauzähne hindurchströmt; er stammt aus der Mitteldarmdrüse. Dies wurde schon durch die Tatsache wahrscheinlich, daß sich beim Hungertier keine Protease im Kropf findet; bewiesen aber wird es durch die unmittelbare Beobachtung und die Extraktproben (unter den Voraussetzungen von S. 84) aus der Mitteldarmdrüse (s. Tabelle 5, S. 84): Beim Hungertier findet sich in 2 Fällen eine Protease, in 2 Fällen nicht. Amylase und Lipase wurden nicht beobachtet. Beim Freßtier dagegen wurde Eiweiß in 4 Versuchen stets verdaut, auch Amylase und Lipase wurden in je einem Versuche wahrscheinlich gemacht. Bemerkenswert ist der Unterschied zwischen Hunger- und Freßtieren. Darauf komme ich auf S. 105 ausführlich zurück.

Tabelle 5. *Pterotrachea*, Fermente.

	Kropfsaft				Mitteldarmdrüse			
	Hungertier		Freßtier		Hungertier		Freßtier	
Casein 0,05 %			11	14				
— 0,5 %	—	—		24	—	44	26	26
Karminfibrin	—	—	11	24	—	44	20	26
Amylase						—		26
Lipase						—		24

Ferner wird im Mitteldarm resorbiert, was ich in dem betreffenden Kapitel später darstellen werde.

Auch hier möchte ich das Bezeichnende des Gefundenen bei *Pterotrachea* kurz und schematisch zusammenfassen, um später kritisch zu vergleichen (s. S. 101).

1. Vorderdarm. Pharynx groß, Speicheldrüsen rudimentär, kurzer Ösophagus, geräumiger Kropf mit sicherem Abschluß gegen den Mitteldarm durch 3 Stauzähne. Im Kropf allein Durchkneten und Verdauen der Nahrung.

2. Mitteldarm. Ohne Magen, hier keine Verdauung. Glattes Leitrohr vom Kropf zum Enddarm und in die Mitteldarmdrüse.

3. Verdauungsort. Allein im Vorderdarm: Kropf.

4. Verdauungszeit. 15—20 Stunden.

5. Secretionsort. Allein die Mitteldarmdrüse.

6. Fermente. Protease und wahrscheinlich Amylase und Lipase.

7. Fermentwirkung.

a) Durchschnittliche Kraft: Kropfsaft 16 Stunden, Mitteldarmdrüse 24 Stunden.

b) Bei Hungertieren inaktiv.

V. *Pleurobranchaea.*

Über *Pleurobranchaea* sind mir nur wenige Arbeiten bekannt. ST. HILAIRE[1]) und FR. N. SCHULZ[2]) haben die Säuredrüse eingehend

1) Untersuchungen über d. Stoffwechsel, in: Travaux Soc. Natural. St. Petersbourg 1903 und Verhdl. 5. internat. Zoologenkongr. (Berlin), p. 767.

2) In: Ztschr. allg. Physiol., Vol. 5, 1905, p. 206.

untersucht. Vayssière[1]) schildert in einer Monographie den gesamten Verdauungstractus vom Ösophagus bis zum After ohne Abbildung auf 7 Zeilen. Enriques[2]) gibt eine kurze Beschreibung des Darmes. Von physiologischen Angaben über Verdauung liegt bisher die Angabe Fr. N. Schulz's vor, daß *Pleurobranchaea* ein „tryptisches Ferment" im Kropf besitze; Enriques schreibt nur über die Secretion.

Die Tiere wurden schnell von hinten an der Rückendecke aufgeschnitten; dann liegt der ganze Darm klar zutage. Diese Einfachheit der Präparation macht das Arbeiten mit *Pleurobranchaea* so angenehm.

Der Darm von *Pleurobranchaea* (Fig. O) gehört zu dem 2. Typus: der Vorderdarm ist zu einem mächtigen Kropf aufgetrieben, der Mitteldarm besteht aus einem kleineren Magen, dem eine sehr große Mitteldarmdrüse aufsitzt. Der Enddarm ist kurz.

1. Der Vorderdarm und seine Arbeit.

a) Der Bau des Vorderdarmes.

Von dem muskelreichsten und auffallendsten Teil des Vorderdarmes war bereits die Rede, vom Pharynx (S. 21). Es ist gesagt worden, wie der Ösophagus aus der Pharynxhöhle herauskommt. Zunächst liegt er dem Pharynx eine lange Strecke auf (Fig. O), denn er mündet weit vorn. Er ist schwarz pigmentiert, nicht allzu geräumig, aber durch Falten sehr erweiterungsfähig.

Plötzlich hört die schwarze Färbung auf, und der Vorderdarm schwillt auffallend an: er bildet den Kropf (Enriques nennt ihn stomaco, was nach meiner Definition S. 38 nicht stimmen würde). Im Situsbild (Fig. O) ist der Kropf mit Nahrung gefüllt gezeichnet; er ist auffallend gestreift und innen faltig zum Erweitern. Ganz plötzlich verengt sich dann der Kropf in seinem Verlauf; es sieht aus, als sei er von einem Sphincter zusammengepreßt. Er ist hier geschnürt wie ein Engpaß; dann erweitert er sich wieder zum Magen des Mitteldarmes. (Die Säuredrüse ist in der Abbildung fortgelassen, da sie keine erkennbare Beziehung zum Verdauungsablauf hat. Fr. N. Schulz gibt eine gute Abbildung von ihr.)[3])

1) Monographie de la famille des Pleurobranchides, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 8, p. 209 u. Vol. 12.

2) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.

3) a. a. O., Vol. 12, p. 32.

Eben lese ich, daß VAYSSIÈRE[1]) außer von dieser Säuredrüse von „deux conduits excréteurs des véritables glandes salivaires ... sur les côtés du bulbe ... possédant un petit renflement oviforme“ spricht. Ich habe solche glandes salivaires bei *Pl.* etc. nicht gesehen; sie sind wohl mindestens stark reduziert. Eine Abbildung gibt V. leider nicht.

b) Die Arbeit des Vorderdarmes.

Ist die Nahrung in den Ösophagus hineingelangt, so wird sie langsam in den Kropf gebracht. Die Bewegung des Ösophagus zu

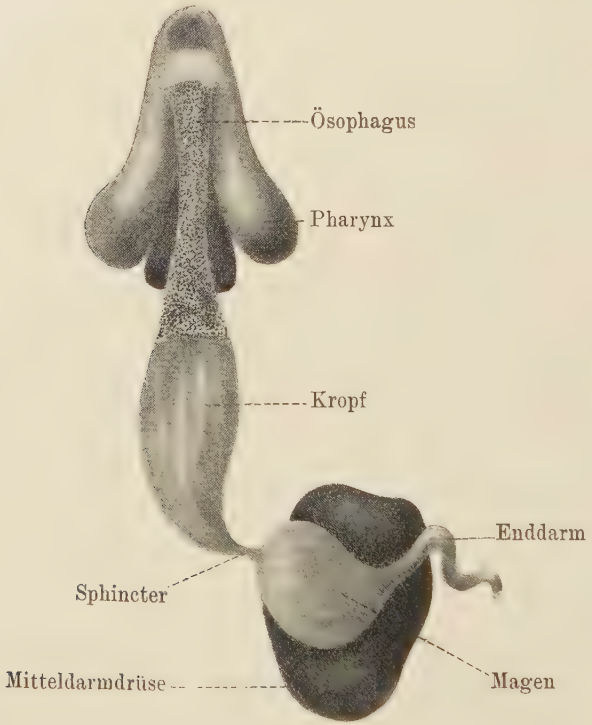

Fig. O. *Pleurobranchaea meckelii.*

Verdauungstractus. Die Säuredrüse ist nicht mitgezeichnet. Der Kropf ist mit Nahrung ziemlich gefüllt. 2 : 1. Nach frischen Tieren gezeichnet.

diesem Zwecke ist nicht leicht zu sehen, da man die Tiere erst nach dem Fressen öffnen kann, sonst nehmen sie keine Nahrung

1) a. a. O., p. 212.

auf. Man kann aber durch die etwas durchsichtige Körperhaut ziemlich gut die peristaltische Bewegung des schwarzen Ösophagus erkennen[1]: in langsamen Schüben kommt die Nahrung in den Kropf.

Die Technik der Kropf- und Magenuntersuchung war zweckmäßig folgende. Das Tier wurde aufgeschnitten, die Rückendecke zurückgeklappt und mit starken Nadeln im Wachsbecken befestigt. Die Säuredrüse wurde sorgfältig entfernt, damit keine Säure in den Kropfsaft beim Aufschneiden der Wand hineinkommt.[2]) Der schwarze Ösophagus wurde dicht unter seiner Mündungsstelle in den Pharynx mit einer Klemmpinzette zusammengeklemmt, oben abgeschnitten, hochgenommen, zur Seite gelegt. Mit einer zweiten Klemmpinzette verschloß ich den Sphincter. Jetzt wurde der Kropf auf eine Uhrschale gelegt, die vordere Klammer geöffnet und der Vorderdarm nach hinten bis zum Sphincter aufgeschnitten. Vom Saft ward ein Tropfen auf einen Objektträger gebracht und mikroskopisch untersucht; dann wurde der Saft auf Fermente geprüft. — Jetzt schnitt ich den Kropf vor dem Sphincter ab, öffnete die zweite Klemmpinzette, drückte auf den Magen und preßte seinen Inhalt auf ein Uhrschälchen, der ebenso mikroskopisch und chemisch untersucht wurde.

Wir können zwischen 2 verschiedenen Untersuchungsreihen der Verdauung unterscheiden: 1. den makro- und mikroskopischen Beobachtungen nach Aufschneiden des Kropfes und Magens: in welchem Zustande befinden sich Saft und Nahrung? — und 2. den chemischen Prüfungen: welche Fermente finden sich im Darm und wie stark sind sie? Beide Untersuchungen müssen so zueinander in Beziehung stehen, daß die chemischen Kräfte die makro- und mikroskopischen Befunde bedingen. Die chemischen Kräfte aber sind abhängig von der Secretion; diese werden wir im nächsten Kapitel kennen lernen.

---

1) Vgl. dazu Bottazzi, Recherches sur les mouvements de l'oesophage de l'Aplysia, in: Arch. Ital. Biol., Vol. 28, p. 81 und Th. v. Brücк, Zur Physiologie d. Kropfmuskulatur v. Aplysia, in: Arch. ges. Physiol. Vol. 108, p. 192.

2) Die Drüse mündet in den Pharynx, deswegen können bei starker mechanischer Reizung doch vielleicht Tropfen des Säuresecrets in den Vorderdarm gelangen. Dies ist möglichst zu vermeiden.

Wieder erscheint mir die vergleichende Betrachtung verschiedener Verdauungsstufen als der wahre Lichtträger für die Untersuchung des Ablaufes der Verdauung. Ich habe in der ersten Zeit wahllos bei beliebigen Ernährungszuständen geprüft und sehr widerspruchsvolle Ergebnisse erhalten (s. Tabelle 1 auf S. 41).

Verfolgen wir also jetzt zunächst auf 11 Stufen die makroskopischen Befunde im Kropf und Magen vom Hungertier bis einige Tage nach der Nahrungsaufnahme; später werde ich diese Befunde zu den Fermentuntersuchungen in Beziehung setzen. Jeder Versuch wurde 3mal wiederholt, das regelmäßig Wiederkehrende wird hier mitgeteilt.

Um den sichtbaren Verlauf anschaulicher zu machen, bringe ich noch auf S. 445 die Tabelle 6 zur Übersicht der Veränderungen, die in Kropf und Magen an Saft und Nahrung während der Verdauung sich zeigen; ferner 8 Schemata der Veränderungen der Nahrung und des Secrets hintereinander (Fig. P—W); es sind hier nur Nahrungszustand und Secretmenge dargestellt.

Ich muß hier leider dem Kapitel Secretion vorgreifen und schon kurz angeben, was ich erst auf S. 143 beweisen werde: das Secret wird zum Teil in festen Körnern ausgestoßen: den Secretkörnern, die sich in Kropf und Magen lösen; an diese ist das Ferment gebunden. Ich bin also berechtigt, in den 8 Schemata das Secret in feinsten Pünktchen als solche Secretkörner darzustellen, selbstverständlich viel zu groß, da sie in natura mikroskopisch klein sind. Je mehr Secret, d. h. Ferment, im Magen und Kropf sich befindet, desto dichter kann ich die Secretkörner zeichnen, damit also die Fermentmenge angeben.

Hungertier: der Kropf ist ohne Nahrung, schlaff, mit wenig Secret darin; der Saft hat gelbe Farbe und ist dicklich. Dasselbe findet sich im Magen. Die Reaktion auf Lackmus zeigt schwache Säure. Es kommt leicht vor, daß beim Aufschneiden des Kropfes die ihn dicht umspinnende Säuredrüse mit durchschnitten wird, daß sich also ihr Inhalt in den Kropfsaft ergießt, der dann auch Kongorot blau färbt. Ist man vorsichtig, so tritt diese Reaktion auf freie Säure nie ein. Lackmuspapier zeigt aber immer eine saure Reaktion. Enriques gibt stark saure Reaktion an, sagt aber nicht, womit er diese prüfte, wahrscheinlich mit Lackmuspapier. Das ist aber kein typisches Reagens auf freie Säure, die uns in Hinsicht auf die Wirbeltiere allein interessieren würde.

Nach einer $^1/_2$ Stunde. Die Nahrung ist langsam den Ösophagus

Tabelle 6. *Pleurobranchaea*, Makroskopische Befunde während der Verdauung im Kropf und Magen.

		Hungertier	½ Std.	1 Std.	2 Std.	3 Std.	6 Std.	10 Std.	1 Tag	2 Tage	3 Tage	7 Tage
Kropf	Saftmenge	etwas	keine?	wenig	mehr, am unt. Ende	c. 2 ccm	c. 2 ccm	c. 3 ccm	c. 3 ccm	weniger	weniger	sehr wenig
	Reaktion	sauer	stark sauer	stark sauer	sauer	etw. sauer	sauer	sauer	sauer	sauer	sauer	etwas sauer
	Nahr. Wo?	—	z. T. im Oesoph.	im Kropf (Mitte)	im Kropf (unten)					wenige Stücke hinten	meist leer	leer
	— Wie?	—	nicht angedaut	nicht angedaut	kaum angedaut	hint. etw. angedaut	überall angedaut	allseitig zertrümmert	zu kl. Stücken verdaut	verdaut	meist alles verdaut	—
	Saftfarbe	hellgelb	hellgelb	etwas dunkler	gelbbraun	gelbbraun	dunkelgelb	dunkelbraungelb	etw. heller	hellbraun	braungelb	hell
Magen	Saftmenge	wenig	mehr	viel	sehr viel	sehr viel	sehr viel	sehr viel	viel	viel	weniger	wenig
	Nahrung	—	—	—	—	kleinste Stücke	etw. größ. Stücke	viel kl. Stücke	viel. abgedaut. Stck.	sehr kl. Stücke	sehr wenig	—
	— Wie?	—	—	—	—	stark angedaut aus Kropf	fast verdaut	verd. zu feinem Detritus	feiner Detritus	feiner Detritus	völlig verdaut	—

hinabgewandert, ist z. T. noch in ihm, größtenteils aber im oberen Teil des Kropfes. Es ist nicht mehr Saft im Kropf als vorher, meist nur sehr wenig, denn der Hungersaft vermengt sich schnell mit der Nahrung. Dagegen ist die Menge des hellgelben Saftes im Magen bereits etwas vermehrt (dargestellt im Schema an den wenigen Secretkörnern, die zu den Öffnungen der Mitteldarmdrüse herauskommen). Der Saft im Magen kann sich aber noch nicht mit dem

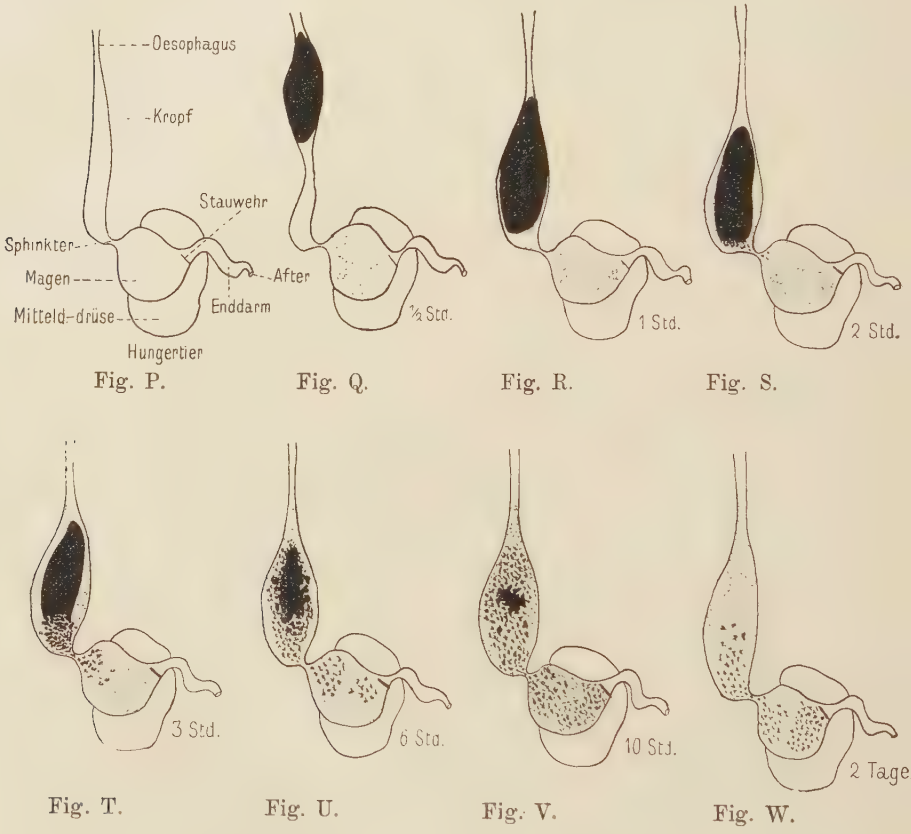

Fig. P. Fig. Q. Fig. R. Fig. S.

Fig. T. Fig. U. Fig. V. Fig. W.

Fig. P—W. *Pleurobranchaea meckelii.* 8 Schemata zum Verdauungsablauf. Es sind schematisch dargestellt: 1. die Veränderungen der Saftmenge; anschaulich gemacht durch feine Punktierung: Andeutung der Menge der Secretkörner und damit der Fermentkraft. 2. Die Veränderungen der Nahrung: Zertrümmerung und Verdauung eines Nahrungsklumpens. (Die Nahrungstrümmer mußten im letzten Schema der Deutlichkeit halber zu groß gezeichnet werden.) 3. Die Absperrung des Kropfes gegen den Magen durch den Sphincter, des Magens gegen den Enddarm durch das Stauwehr. 4. Die Zeit des Ablaufes der Verdauung.

des Kropfes vereinigen, da der Sphincter nur allmählich den Saft hindurchläßt. Die Reaktion ist stärker sauer.

Nach 1 Stunde. Jetzt ist die Nahrung bis fast zum Sphincter vorgedrungen, d. h. sie erfüllt den ganzen Kropf. Die Saftmenge im Kropf hat sich vermehrt, der Saft ist zumeist nur ganz unten sichtbar: er ist durch den Sphincter hindurchgetreten. Die Nahrung ist noch nicht angedaut. Die Saftmenge in dem Magen hat sich noch vermehrt, die Farbe wird immer dunkler. Die Reaktion ist stark lackmussauer.

Nach 2 Stunden. Die Nahrung ist kaum angedaut, nur ein wenig gegen den Sphincter hin. Es strömt lebhaft Saft vom Magen zum Kropf, vermutlich durch Muskelbewegungen des Magens veranlaßt; er fließt aber auch vom Kropf zum Magen zurück und führt dabei wenige kleine Stückchen der Nahrung mit sich. Die Farbe des Saftes wird immer dunkler. Der Magen ist jetzt dicht voll Saft.

Nach 3 Stunden. Die Saftmenge im Kropf ist bedeutend gestiegen; sie beträgt vielleicht 2 ccm und bedeckt jetzt eben die Nahrung. Die Verdauung ist von Sphincter her vorgeschritten (im Schema dargestellt an den kleinen, zackigen Stücken). Im Magen finden sich keine größeren Nahrungsstücke, nur einige kleine Trümmer, die durch den Sphincter in den Magen gelangt sind. Die Reaktion ist etwas sauer.

Nach 6 Stunden. Die Nahrung ist noch immer an derselben Stelle des Kropfes; sie ist jetzt von allen Seiten an der Oberfläche angedaut. Kleine Trümmer werden überall losgelöst. Der Magen ist dick aufgeschwollen, wohl halb so groß wie die Mitteldarmdrüse. Es sind jetzt schon etwas größere Stücke in den Magen gelangt, die stark angedaut sind; aber große Stücke können durch den Sphincter nicht hindurchtreten. Die Saftfarbe ist dunkelgelb.

Nach 10 Stunden. Jetzt befindet sich die meiste Menge Saft im Kropf. Die Nahrung ist bis auf einen kleinen Kern allseitig zertrümmert. Der Magen ist stark angeschwollen; in ihm sieht man Nahrungsdetritus und einige gröbere Stücke. Die Verdauung ist in vollem Gange. Die Farbe des Saftes ist auffallend dunkelbraungelb.

Nach 1 Tage. Der Kropf ist noch immer prall mit Saft und kleinen Nahrungsteilchen erfüllt; die Farbe des Saftes ist schon wieder heller als bei 10 Stunden. Viel abgedaute Teilchen schwimmen im Magen- und Kropfsaft herum; sie häufen sich deutlich um die 3 Eingänge der Mitteldarmdrüse an.

Nach 2 Tagen. Im Kropf ist der Saft hellbraungelb und an Menge schon ein wenig zurückgegangen. Es sind nur noch wenige deutliche Stücke der Nahrung zu erkennen, die sich im hinteren Teile des Kropfes finden: sie sind stark angedaut (im Schema mußten sie viel zu groß gezeichnet werden); ungefähr $^2/_3$ der Gesamtnahrung ist verschwunden. Auch im Magen sind die Nahrungstrümmer fast zerdaut, man sieht nur noch wenige kleine Stücke.

Nach 3 Tagen. Je nach der Nahrungsmenge kann jetzt im Kropf alles leer sein (eine *Mactra inflata var. linguaria* ist jetzt völlig verdaut). Doch die Verdauung großer Nahrungsmengen dauert bis zu 10 Tagen. Im Magen findet sich dann nur noch wenig Fleisch. Die Saftmenge ist etwas zurückgegangen, aber immer noch recht groß. Die Farbe ist braungelb.

Nach 4 Tagen. Dasselbe wie bei 3 Tagen bei großer Nahrungsmenge.

Nach 7—10 Tagen. Keine Nahrung, weder im Kropf noch im Magen. Es findet sich nur noch sehr wenig Saft im Magen. Seine Farbe ist hellbraun. Der Befund ähnelt sehr dem des Hungertieres.

Aus allen 3 Übersichten ergeben sich folgende Ergebnisse:

A. Der verdauende Saft.

1. Die Saftmenge im Kropf steigt ganz allmählich von 0 bis c. 3 ccm in der Zeit vom Nahrungseintritt bis zu 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme; hier ist der Höhepunkt erreicht. Die Menge bleibt sich dann gleich bis 1 Tag nach der Nahrungsaufnahme, sie sinkt wieder bis 0 bei 5—10 Tagen.

2. Auch die Saftmenge im Magen schwankt. Stets ist etwas Saft vorhanden. Die Menge steigt vom Hungertier bis 2 Stunden, bleibt sich dann gleich von 2 Stunden bis 1 Tag. Sie sinkt wieder bis zum Ende der Verdauung.

3. Der Saft kommt aus der Mitteldarmdrüse in den Magen, von da durch den Sphincter in den Kropf; das beweist ein Vergleich beider Mengen zu gleicher Zeit.

4. Die Reaktion ist stets sauer auf Lackmuspapier, auf Kongorot nur, wenn aus der Vorderdarmdrüse (Säuredrüse) Säure in den Kropf gekommen ist. Es handelt sich also um keine freie Säure! Es scheint mir, als sei der Magensaft bei $^1/_2$ und 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme saurer als später (doch muß dies genau mit Titrieren nachgewiesen werden).

5. Die Farbe des Saftes wechselt von hellgelb bis dunkelbraungelb (nach 10 Stunden), um wieder heller zu werden bis zum Ende

der Verdauung (den Grund hierfür gebe ich S. 143 im Kapitel Secretion an).

B. Die Nahrung.

1. Die Nahrung kommt in den Kropf nach $^1/_2$ Stunde, liegt nach 1 Stunde unten im Kropf, bleibt dort liegen bis zur völligen Verdauung. Die Peristaltik ist also ziemlich träge im Verhältnis zu den Wirbeltieren.

2. Die Nahrung wird erst nach 2 Stunden gegen den Sphincter zu etwas angedaut. Nach 10 Stunden ist die Nahrung gründlich zertrümmert, nach 1—2 Tagen fast, nach 3—7 Tagen ganz verdaut, d. h. aus dem Magen verschwunden. (Wir werden später sehen, daß noch ganz kleine Stücke der Nahrung in die Mitteldarmdrüse kommen und hier phagocytiert und intracellulär verdaut werden.)

3. Nur abgedaute Trümmer kommen nach 3 Stunden durch den Sphincter in den Magen. Bis dahin ist der Magen frei von Nahrung. Erst nach 6 Stunden scheinen die Stücke im Magen etwas größer. Der Sphincter hat die Aufgabe, die Nahrung im Kropf festzuhalten, bis die Stücke zertrümmert sind. Diese werden weiter im Magen und Kropf zerdaut.

4. Die kleinen Nahrungstrümmer im Kropf gelangen in den Magen und werden hier zu Ende verdaut. Sie sind hier nach 10 Stunden zumeist zu feinem Detritus eingeschmolzen oder ganz verschwunden; der Vorgang geht weiter bis 3 Tage nach der Nahrungsaufnahme.

Diese Vorgänge im Magen: Zertrümmerung und Zerdauung sind abhängig von der Kraft der Fermente.

Es mußte zunächst ihr Entstehungsort festgestellt werden: 4 Extraktproben aus der isolierten und gründlich gereinigten Kropf- und Magenwandung verdauten kein Karminfribrin. Dagegen zeigt auf den unten folgenden Proben (Tabelle 7, S. 94) der Extract der Mitteldarmdrüse eine Protease von wechselnder Stärke: hier ist der einzige Secretionsort.

Es wurde zweitens die Kraft der Fermente durch Vergleich der Lösungszeiten eines Fibrinklümpchens annähernd geschätzt, was eigentümliche Ergebnisse hatte; diese werden erst klar durch die Stufenuntersuchungen (S. 40): ich sah dann, wie das Ferment entsteht, wie es wandert, wie die Kraft auf- und niederschwankt und all jene makroskopischen Befunde bedingt.

Es wurde — wie Tabelle 7 zeigt — leider nur auf Protease untersucht, da ich später plötzlich keine Tiere mehr erhalten konnte. Der Kropfsaft und der Mitteldarmdrüsenextrakt wurden verdünnt mit filtriertem Toluolseewasser 1 : 1 (stets Kontrollen und Voraussetzungen von S. 44).

Um Aufschluß über den Zweck der sauren Reaktion des Saftes (S. 448) zu erhalten, wurde jeder Versuch geteilt: ein erster mit dem natürlich-sauren Kropfsaft, oder dem neutralen Mitteldarmdrüsenextrakt, ein zweiter unter Hinzufügen von 0,2%iger Sodalösung bis zur deutlichen Alkalisierung.

Tabelle 7. *Pleurobranchaea*, Fermenttabelle.

Zeit:	Hungertier						½ Stunde						1 Stunde					
Organ:	Kropfsaft		Mitteldarmdrüse				Kropfsaft		Mitteldarmdrüse				Kropfsaft		Mitteldarmdrüse			
Casein 0,5%																		
Karminfibrin	—	40	—	21	26	26 : **25**	—	—	—	44	24	26 : **31**	—	—	—	22	40	66 : **40**
— alkal.	—	16	—	50	72	70 : **65**	—	—	—	44	52	40 : **44**	—	—	19	22	100	— : **60**

Zeit:	2 Stunden								3 Stunden							
Organ:	Kropfsaft				Mitteldarmdrüse				Kropfsaft				Mitteldarmdrüse			
Casein 0,5%	48				—											
Karminfibrin	48	—	10	: **29**	—	33	40	: **36**	22	14	22	: **19**	22	40	40	: **33**
— alkal.	—	33	33	: **33**	—	57	60	: **59**	22	17	32	: **24**	22	50	—	: **36**

Zeit:	6 Stunden							10 Stunden							
Organ:	Kropfsaft				Mitteldarmdrüse			Kropfsaft				Mitteldarmdrüse			
Casein 0,5%	—														
Karminfibrin	—	—	—		—	—	—	14	18	14	: **15**	47	42	46	: **45**
— alkal.	58	64	46	: **56**	—	—	—	—	19	18	: **19**	63	52	50	: **53**

Wir müssen kennen lernen, wie das Ferment von der Mitteldarmdrüse zum Kropf wandert. Deswegen vergleichen wir schon an dieser Stelle die Protease der Mitteldarmdrüse und des Kropfes zur selben Zeit. Es ist fast nur mit Karminfibrin geprüft worden.

In der Tabelle 7 setzte ich die Durchschnittszahl der Zeiten von je 3 Versuchen in fetten Ziffern dahinter.

Überblicken wir diese Tabelle 7, so zeigt sich folgendes: beim Hungertier (10 Tage Hungern) findet sich in der Mitteldarmdrüse stets eine Protease – im Kropfsaft von 6 Fällen nur zweimal. Man kann bei einem Tier, das 10 Tage lang in Einzelhaft hungerte (denn sonst fressen sie sich gegenseitig auf), nie genau sagen, in welchem Verdauungstadium es beim Einsetzen war. Hatte es vorher gerade viel gefressen, so kann noch immer eine Spur Protease im Kropf sein.

Nach einer $^1/_2$ Stunde ist im Kropfsaft nie eine Protease (Hungersaft!) — in der Mitteldarmdrüse stets.

Nach 1 Stunde findet sich im Kropfsaft nur einmal eine Protease bei 6 Versuchen — in der Mitteldarmdrüse stets (mit Ausnahme desjenigen Tieres, das im Kropf die ebenerwähnte Protease hatte).

Nach 2 Stunden fand sich im Kropf meist eine Protease (von 7 Versuchen sind 5 positiv) — in der Mitteldarmdrüse auch nur meist (von 7 Versuchen sind 4 positiv).

Nach 3 Stunden ist im Kropf stets eine Protease (von 6 Versuchen sind 6 positiv): bis hierher zunehmende Häufigkeit! — in der Mitteldarmdrüse nur meist (von 6 Versuchen 5 positiv).

Nach 6 Stunden ist im Kropf nur selten eine Protease (von 7 Versuchen nur 3 positiv) — in der Mitteldarmdrüse niemals: bis hierher abnehmende Häufigkeit!

Nach 10 Stunden ist im Kropf stets wieder eine starke Protease (von 6 Versuchen sind 5 positiv), ebenso in der Mitteldarmdrüse (von 6 Versuchen sind 6 positiv).

Daraus muß ich folgende Schlüsse ziehen:

1. der Secretionsort. Die Protease wird nur in der Mitteldarmdrüse gebildet, wo sie sich beim Hungertier bis 3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme stets findet.

2. die Fermentkraft. Die Protease in der Mitteldarmdrüse wird sofort nach der Nahrungsaufnahme abgegeben und ist nach 4—6 Stunden erschöpft (sie ist also beim Hungertier nicht inaktiv, wie wir dies bei anderen Gastropoden sahen). Sie findet sich nach 6 Stunden nicht mehr, wird dann neu gebildet und ist nach 10 Stunden wieder vorhanden.

Im Kropf entfaltet die zuströmende Protease ihre Haupttätigkeit nach 3 Stunden; sie erschöpft sich dann bis zu 6 Stunden, um wieder nach 10 Stunden außerordentlich stark zu sein, da sie von der Mitteldarmdrüse entsprechend ergänzt worden ist.

3. die natürliche, neutrale Reaktion der Mitteldarmdrüse ist für den Verdauungsverlauf günstiger als die alkalische. Das zeigt die Versuchsgruppe „Hungertier", wo der neutrale Saft 25 Stunden braucht, der alkalische 65 Stunden. — „$^1/_2$ Stunde": neutral 31, alkalisch 44 Stunden. — „1 Stunde": neutral 40, alkalisch 60 Stunden. — „2 Stunden": neutral 36, alkalisch 59 Stunden. — „10 Stunden": neutral 45, alkalisch 53 Stunden.

4) die natürliche lackmussaure Reaktion des Kropfsaftes ist für den Verdauungsverlauf günstiger als die künstlich-alkalische. Das zeigt Versuchsgruppe „2 Stunden": sauer 19, alkalisch 33 Stunden. — „3 Stunden": sauer 19, alkalisch 24 Stunden. — „10 Stunden": sauer 15, alkalisch 19 Stunden. Merkwürdig ist, daß bei Versuch „6 Stunden" im Kropf der saure natürliche Saft nicht verdaut, aber der alkalische, wenn auch erst nach langer Zeit; ähnlich bei Versuch „1 Stunde".[1])

Bisher prüften wir die Fermentkraft nur durch die Frage: Ist ein Ferment vorhanden? Noch deutlicher wird das Auf- und Abschwanken der Fermentkraft, wenn wir die Durchschnittszahlen aus den drei Zeiten eines jeden Versuches zu einer Kurve der Verdauungskraft zusammenstellen (Fig. X). Wir berücksichtigen dabei nur die durchschnittlichen Ergebnisse der natürlichen Reaktion.

Es ergeben sich aus diesen beiden Kurven folgende Beziehungen:

1. die Mitteldarmdrüse (bezeichnet mit ------) hat beim Hungertier ihre höchste Verdauungskraft; sie besitzt also nicht wie die Drüsen von *Murex* und *Natica* im Hungern ein inaktives Ferment, sondern im Gegenteil: das Ferment ist während des Hungerns im aktiven Zustande aufgespeichert. — Die Verdauungskraft nimmt dauernd ab bis 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme. d. h. bis zu dem Augenblick, in dem die Verdauung im Kropf beginnt. Die 1. Absonderung des Ferments in der Zeit vom Hungertier bis 1 Stunde entspricht also dem Abgeben des Ferments an den Kropf: das Ferment wandert von der Mitteldarmdrüse zum Kropf. — Jetzt wird der 2. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse gebildet: die Fermentkraft steigt langsam an (1—3 Stunden); während dieser Zeit

1) Fr. N. Schulz (a. a. O., p. 260) gibt an, daß ein sauer reagierender Inhalt d. Vorderdarmes" Fibrin „gleich Null" verdaue, wohl aber bei „schwach alkalischer Reaktion". Ich habe dies nicht finden können. Es wird leider nicht angegeben, ob sauer auf Lackmus oder Kongorot.

arbeitet im Kropf der 1. Fermentschub. — Dann wird der 2. Fermentschub abgegeben: 2. Absonderung (3—6 Stunden); dieser Schub arbeitet im Kropf von 6—10 Stunden. — Der 2. Fermentschub ist nach 6 Stunden in der Mitteldarmdrüse erschöpft. Dann wird hier ein 3. Schub gebildet, der die aufsteigende Kurve von 6—10 Stunden bedingt.

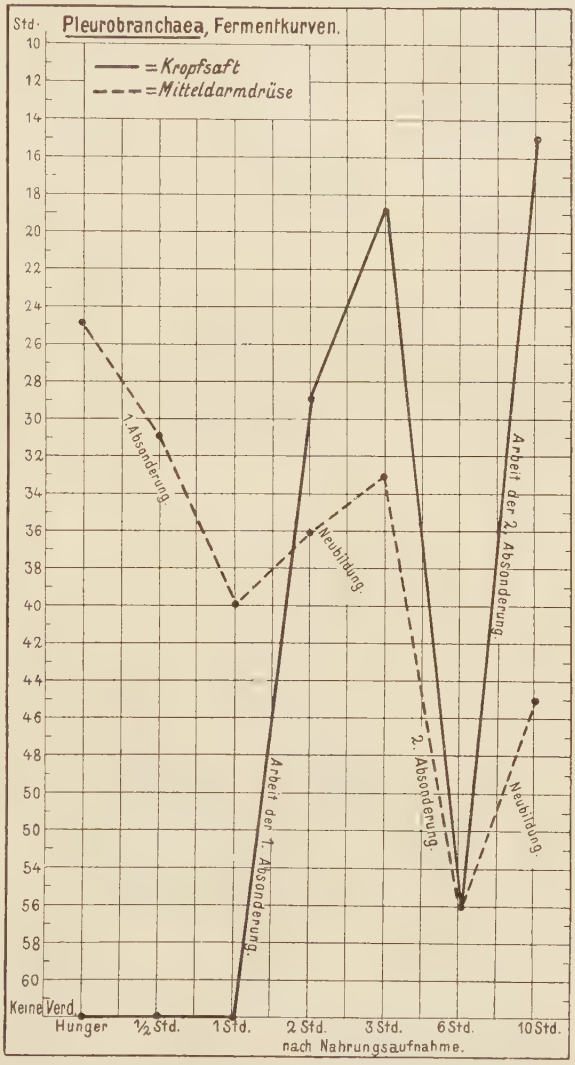

Fig. X.
Pleurobranchaea meckelii.
2 Kurven der Verdauungskraft im Kropfsaft und in dem Extrakt der Mitteldarmdrüse. Auf der Ordinate ist die Zeit nach der Nahrungsaufnahme abgetragen: Hungertier, ½, 1, 2, 3, 6, 10 Stunden. Auf der Abszisse ist diejenige Zeit in Stunden abgetragen, die die Protease braucht, um bei natürlicher Reaktion Karminfibrin zu verdauen. Diese Zeiten sind aus dem Durchschnitt von je 3 Versuchen gewonnen, dieselben Zeiten stehen auf der Fermenttabelle in Klammern hinter den 3 Versuchszeiten. Der Punkt unter 60 Stunden bedeutet: keine Verdauungskraft, ein inaktives Ferment.

So sind 2 Fermentbildungen und 3 Fermentschübe binnen 10 Stunden zu unterscheiden. Es ist nun besonders interessant, daß mit diesen chemischen Befunden die Morphologie der Secretion in den Zellen der Mitteldarmdrüse vollkommen übereinstimmt! Das werde ich im Kapitel Secretion, S. 127 und 140, nachweisen.

2. Die Kurve des Kropfsaftes (bezeichnet mit ——) verhält sich entsprechend den 2 Absonderungen der Mitteldarmdrüse: So lange das Ferment in der Mitteldarmdrüse noch ausgeschieden wird, verläuft die Kurve noch in der Linie „keine Verdauung". (Hungertier—1 Stunde.) Dann ist soviel Ferment in den Kropf gelangt, daß die Kurve auf 29, dann auf 19 (3 Stunden) steigt. Während dieser Zeit wird der 2. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse gebildet. — Jetzt nach 3 Stunden ist die Kraft des 1. Fermentschubes aufgebraucht: die Kurve fällt in der Zeit von 3 bis 6 Stunden bis auf 56. Während dieser Zeit wird der 3. Fermentschub in der Mitteldarmdrüse abgesondert. — Dieser wirkt dann im Kropf von 6—10 Stunden: die Kurve schnellt bis zu 15 empor.

Die Verdauungskraft im Kropfsaft beschreibt also innerhalb 10 Stunden ebenfalls eine Kurve von ungefähr N-Form.

So erkennen wir vermittels der Stufenuntersuchungen die Beziehungen zwischen der Fermentbildung in der Mitteldarmdrüse und der Fermentkraft im Saft: das Ferment wandert von der Mitteldarmdrüse zum Kropf in 3 Schüben.

Es ist nun lehrreich, diese chemischen Befunde mit den makroskopischen oben zu vergleichen. Wir sehen dabei folgendes:

1. Wir haben durch beide Methoden unabhängig voneinander nachgewiesen und damit bestätigt:

a) daß der Saft von der Mitteldarmdrüse zum Kropf strömt, daß der Secretionsort also die Mitteldarmdrüse ist (das Wandern in 3 Schüben konnte nur die chemische Untersuchung finden).

b) daß nach 10 Stunden im Kropf die stärkste Verdauung ist. Makroskopisch ergab sich: die Nahrung ist allseitig zertrümmert, oft zu feinem Detritus zerdaut; chemisch zeigte sich: die Fermentkraft erreicht hier ihren Höhepunkt.

2. Wenn wir die Farbe des Saftes in den einzelnen Stufen mit der Fermentkurve des Kropfsaftes vergleichen, so zeigt sich nach 1 Stunde: Farbe etwas dunkler, Fermentkraft im Kropf beginnt, die 1. Absonderung ist zu Ende. — 10 Stunden: Farbe am dunkelsten, Fermentkraft im Kropf am höchsten, 2. Absonderung am Ende.

Daraus ergibt sich, daß die Saftfarbe im engen Zusammenhang steht mit der Fermentabsonderung; je brauner die Farbe, desto stärker die Wirkung des Saftes. Der Grund dafür ist: die abgeschiedenen Secretkörner lösen sich und färben den Saft (vgl. S. 499).

Diese makroskopisch und chemisch angestellten Beobachtungen ergänzen einander und zeigen uns den Weg des Verdauungsablaufes. Die tiefere Quelle dieses Stromes, den wir da beobachteten, ist die Secretion, deren Chemie wir eben teilweise kennen lernten, deren Morphologie wir im nächsten Kapitel studieren werden. Es wird sich hier zeigen, daß eine merkwürdige morphologische Bildung des Secrets die Quelle ist für alle jene beobachteten Erscheinungen: für das Anwachsen und Abschwellen der Saftmenge, für die schwankende Verdauungskraft, für die wechselnde Saftfarbe, für das allmähliche Zertrümmern und Verdauen der Nahrung. Keine Tatsache steht allein, überall finden sich Beziehungen.

2. Der Mitteldarm.

Wie gesagt, besteht der Mitteldarm aus einem Magen und einer großen, auffallend tiefschwarz gefärbte Mitteldarmdrüse (Fig. O).

Der Magen liegt der Mitteldarmdrüse wie ein niedriger Sack an. Schneidet man ihn vom Ösophagus her median auf, ferner in

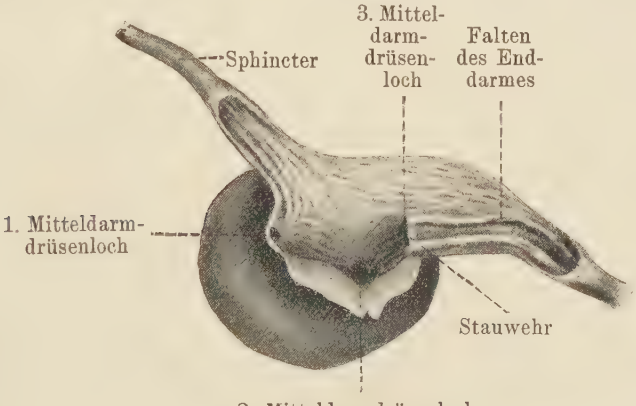

Fig. Y. *Pleurobranchaea meckelii.*

Magen. Median aufgeschnitten und die Ränder zur Seite geschlagen. Auch ein Stück vom Ösophagus und Enddarm ist aufgeschnitten, um den Verlauf der Falten zu zeigen. $1^1/_2 : 1$. Nach frischen Tieren gezeichnet.

den Enddarm ein Stück hinein und mit einigen Entspannungsschnitten auch in die Decke des Magens, so sieht man folgendes (Fig. Y): 4—6 Falten laufen vom Ösophagus in die Magenhöhle

hinein, biegen auf dem Grunde des Magens nach rechts herum zum 1. kleinen Mitteldarmdrüsenloch, ziehen teilweise noch geradeaus in die Mitte des Magens und von da zum hinteren 2. großen Mitteldarmdrüsenloch. Von hier laufen sie wieder gegen den Enddarm zum 3. Loch. Die drei Löcher sind also durch Falten deutlich miteinander verbunden.

Ähnlich wie bei *Natica* wird die Nahrung an der Ausgangspforte des Magens gegen den Enddarm durch einen breiten Querwall im Magen gestaut: das Stauwehr. Es ist eine hohe Falte, die dicht hinter dem 3. Loch dieses ein wenig überwölbt und wie eine Klappe den Enddarm verschließen kann. Es ist in den 8 Verdauungsschemata angedeutet (Fig. P—W). Daraus ist auch seine Arbeit zu ersehen. Wir hören oben von der Secretion des Saftes; wie sich der Magen mit Secret vollfüllt, das aus der Mitteldarmdrüse strömt, wie das Secret langsam in den Kropf, wahrscheinlich durch die Magenmuskeln hineingepreßt wird. Dabei würde das Secret ja in den Enddarm ebenso treten wie in den Vorderdarm, wenn nicht das Stauwehr dies verhinderte. Ist die Nahrung nun in den Magen eingedrungen (3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme), so ist sie nicht völlig verdaut, sie bildet noch Stücke bis zu 2 cmm. Diese werden bekanntlich im Magen weiter verdaut. Hier sehen wir schon, wie die Leitrinnen deutlich vom Ösophagus in die Löcher der Mitteldarmdrüse hineinlaufen, wie also die Nahrung durch die Wimpern des Magenepithels in die Drüse transportiert wird. Die Deckenfalten dagegen verlaufen geradlinig zum Enddarm.

Die drei Mitteldarmdrüsenlöcher sind verschieden gestaltet. Das 1. ist ziemlich klein und rund. Das 2. ist groß, wie eine deutliche Magenausstülpung nach der Mitteldarmdrüse zu, die dann hier in vier Löchern endigt, also wie eine Siebplatte aussieht. Hier münden vier Gänge der Drüse. — Das 3. ist schmal-länglich, in der Größe zwischen dem 1. und 2. stehend. Da die Mitteldarmdrüse ursprünglich paarig angelegt ist, so ist es mir wahrscheinlich, daß in dem 2. Loch zwei Mündungen stecken, so daß also jede Drüsenhälfte zwei Löcher ursprünglich haben würde.

Das Epithel des Drüsenganges ist wie das des Magens drüsenlos. Es trägt hohe Wimpern von $^1/_4$ Zellänge. Die Zellen haben kleine Kerne an der Basis.

Die Mitteldarmdrüse selbst zeigt sehr klare, übersichtliche Zellen. Sie ist aus 2 Zellarten zusammengesetzt, deren chemische Arbeit eben in den ersten Fragen beschrieben wurde, deren weitere

Tätigkeit wir in den Kapiteln Secretion und Resorption in dieser und weiteren Mitteilungen kennen lernen werden.

Wieder darf ich das Bezeichnende des ersten Verdauungsablaufes bei *Pleurobranchaea* kurz und schematisch zusammenfassen, um später (S. 101) die allgemeine Vergleichung zu erleichtern.

1. Vorderdarm. Großer Pharynx; Ösophagus; sehr großer Kropf, gegen den Magen zu durch einen Sphincter verschließbar.

2. Mitteldarm. Magen mit drei Mündungen der Mitteldarmdrüse, einem Stauwehr gegen den Enddarm und zahlreichen Leitrinnen in die Drüsenöffnungen hinein.

3. Verdauungsort. Vor allem Kropf zum Zertrümmern der Nahrung; dann Magen. Die Saftmenge steigt bis zum 1. Tage nach der Nahrungsaufnahme und fällt dann wieder.

4. Verdauungszeit. Zertrümmern in ca. 10 Stunden, Verdauen in 2—7 Tagen.

5. Secretionsort. Nur die Mitteldarmdrüse. Saft strömt durch den Magen in den Kropf. Die Saftfarbe ist abhängig von der abgeschiedenen Secretmenge.

6. Fermente. Protease; andere? Die Reaktion des Saftes ist stets lackmussauer, sie ist für die Verdauung günstiger als die künstlich-alkalische.

7. Fermentwirkung.

Durchschnittliche Kraft: Kropfsaft 29,6 Std. / Mitteldarmdrüse 35,5 Std. } 32,5 Std.

Schwankungen im einzelnen Organ:

a) die Kraft des Kropfsaftes ist abhängig von der Fermentbildung in der Mitteldarmdrüse (vgl. S. 131).

b) die Fermentabsonderung in der Mitteldarmdrüse geschieht in verschiedenen Schüben; bis zu 3 solchen Schüben wurden binnen 10 Stunden beobachtet;

c) das Ferment des Hungertieres in der Mitteldarmdrüse ist nicht inaktiv, sondern hat gerade die höchste Fermentkraft;

d) der Kropfsaft beschreibt analog der Abgabe der Fermente aus der Mitteldarmdrüse eine N-Kurve.

VI. Vergleichende Biologie der Verdauung.

Bisher habe ich versucht, die ersten natürlichen Beziehungen innerhalb eines Verdauungsablaufes bei den einzelnen 4 Schnecken-

arten zu schildern. Ich möchte jetzt die gedanklichen Beziehungen zwischen den analogen Formen und Vorgängen aufsuchen, indem ich wieder zunächst versuche, die gemeinsamen Grundlinien zu zeichnen: den allgemeinen Ablauf der Verdauung; zweitens, indem ich 2 Typen herausschäle, ihre Gegensätze hervorhebe und ursächlich begründe.

1. Der allgemeine Ablauf der Verdauung.

A) Der Secretions- und Verdauungsort. Das eigentliche Darmrohr bei den Gastropoden besitzt in seiner Wand keine Verdauungsdrüsen (soweit wir bisher wissen); es unterscheidet sich dadurch von anderen Därmen; vielmehr sitzen die fermentsecernierenden Drüsen dem Darmrohr in dessen großen Ausstülpungen an. Die zwei größten Ausstülpungen befinden sich am Mitteldarm; sie vereinigen sich meist zu einem einzigen kompakten Organ, der Mitteldarmdrüse. Ferner beteiligen sich auch gelegentlich Anhangsdrüsen des Vorderdarmes an der Secretion der Fermente (S. 115). Sie nehmen Stoffe aus den Blutlacunen des umgebenden Bindegewebes auf,[1]) formen sie zu Fermenten um und scheiden sie periodisch nach der Nahrungsaufnahme ab (s. Kap. IV).

Stets ergießen sich die Fermente aus der Mitteldarmdrüse (oder anderen Drüsen) in eine drüsenlose Erweiterung des Darmrohres; liegt diese Erweiterung im Vorderdarm, so nannte ich sie einen Kropf, liegt sie im Mitteldarm, so nannte ich sie einen Magen. Hier wird zuerst verdaut.

Einen Magen aber oder einen Kropf im Sinne der Wirbeltiere, also eine Erweiterung des Darmes mit fermentsecernierenden Drüsenwänden, besitzen die Gastropoden nicht! Kropf und Magen haben nur die drei mechanischen Arbeiten: das Durchkneten mit Fermenten — das Aufbewahren bis zur völligen Verdauung — und das allmähliche Überführen der zerdauten Nahrung zum Resorptionsorgan, zur Mitteldarmdrüse. Sie secernieren aber nicht.[2])

Die Zellen der Mitteldarmdrüsen übernehmen alle Arbeiten, die bei Wirbeltieren der gesamte Darm mit ansitzenden Drüsen und Speichern leistet (vgl. die Kapitel Secretion, Resorption und Re-

1) Babfurth, D., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, p. 473; Bottazzi, in: Arch. ital. Biol., Vol. 28, 1897, p. 81.

2) Analoga unter den Wirbeltieren nur bei Monotremen und zahlreichen Fischen.

serven). Ja, sie stehen auch durch die Arbeit ihres Flimmerepithels in den Gängen und ihrer Muskeln um die Drüse herum in mechanischer Tätigkeit dem Darm der Wirbeltiere nicht nach; sie leisten also alles. Die Verhältnisse liegen grundsätzlich anders als bei Wirbeltieren und lassen eigentlich Analogien in der Namengebung nicht zu. Ich bedauere sehr, daß sich die Namen Mitteldarmdrüse, Kropf und Magen so eingebürgert haben, daß auch ich gezwungen bin, sie beizubehalten trotz ihrer falschen Analogie.

Im Verdauungsablauf lassen sich zwei Vorgänge hintereinander makroskopisch verfolgen. Zuerst wird die Nahrung vorbereitet: der gegebene Nahrungsklumpen wird zertrümmert und der eigentlichen Verdauung zugänglich gemacht; dies geschieht bei den einen Gastropoden mechanisch durch die Radula, bei den anderen chemisch durch die Zertrümmerung im Kropf (S. 111). Es ist stets dafür gesorgt, daß die Nahrung breiig und in langsamen einzelnen Schüben und Portionen zum Magen gelangt. Hier wird sie leicht zu Ende verdaut und dann allmählich dem Resorptionsort übergeben; auf diese Weise nützen die Tiere ihren Nahrungsstoff gut aus.

B) Das periodische Schwanken der Verdauungskraft ist ersichtlich aus den einzelnen Verdauungszeiten der Schnecken; diese können berechnet werden 1. aus der unmittelbaren Beobachtung vieler Stufen des Verdauungsablaufes im Tier (s. Tabelle 6 S. 89 und Fig. H—N u. P—W); 2. durch die Beobachtung der Verdauungsgeschwindigkeit der Fermente im Reagenzglase. Am wertvollsten ist die erste Methode, weil sie den natürlichen Vorgang selbst beobachtet. Die zweite Methode ist nur Hilfsmittel für die erste und liefert nur Ergebnisse durch Vergleichung mit der ersten und mit anderen Tieren. Es lag mir diesmal nicht daran, die Geschwindigkeit etwa vom Standpunkte chemischer Kinetik aus zu messen, um daraus ein allgemeines Gesetz abzuleiten.[1]) Ich wollte vielmehr nur für meine 4 Schnecken vergleichend die Verdauungszeit beobachten und ferner prüfen, ob dasselbe Organ in seiner Fermentkraft schwankt. Schon aus diesen Beobachtungen kann man zunächst brauchbare Schlüsse ziehen.

1. Die unmittelbare Beobachtung des natürlichen Verdauungsverlaufes zeigte uns, daß verdaut:

---

1) Wie Svante Arrhenius, Gesetze der Verdauung und Resorption, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 63, 1909, p. 323.

Natica in 4—10 Stunden,
Murex in 3—6 Stunden,
Pterotrachea in 15—20 Stunden,
Pleurobranchaea in 2—7 Tagen.

Im ganzen: die Zeit ist ziemlich lang, selbstverständlich viel länger als bei den meisten Wirbeltieren [1]), bei denen bekannt ist, daß ein Hund 50 gr Fleisch in $1^1/_2$—2 Stunden zerdaut [2]); dies hat seine Ursache in der höheren Körpertemperatur der Säugetiere und in der größeren Nahrungsmenge, die von Gastropoden aufgenommen wird (S. 34). Auf die Unterschiede zwischen diesen 4 Schneckenformen gehe ich gleich erklärend ein (S. 117).

2. Ich setze voraus, daß die Verdauungsgeschwindigkeiten in einem bestimmten Verhältnis zur Fermentkonzentration und damit zur Fermentkraft stehen, daß ich also aus der Abbaugeschwindigkeit einen Rückschluß auf die Fermentkonzentration und -kraft machen kann. Dann kann ich beobachten, daß die Fermentkraft im Reagenzglase (Extrakt und reiner Saft) 2 verschiedene Gruppen von Schwankungen zeigt: zunächst ist die durchschnittliche Kraft bei den einzelnen Tieren verschieden, zweitens schwankt die Kraft zu verschiedenen Zeiten innerhalb desselben Organs.

a) Die durchschnittliche Kraft der Fermente bei den einzelnen Tieren kann natürlich im Reagenzglase nur annähernd geschätzt werden. Ich erhielt die Zahlen als Durchschnitt der Verdauungszeiten bei Freßtieren, positiven Fällen, Protease (mit Ausnahme der großen Vorderdarmdrüse von *Murex*). Darin müssen natürlich viele Fehlerquellen stecken, die ich zunächst nicht vermeiden kann, da es sich hier nur um erste Schätzungen handelt.

Natica: gr. Vorderdarmdrüse 29	23		
Mitteldarmdrüse mit Magen 23			
Magensaft 6			
Murex: kl. Vorderdarmdrüse 32,5		25,8	
gr. Vorderdarmdrüse 14,4	28,6		
Mitteldarmdrüse ohne Magen 41			26
Magensaft 27,6			
Pterotrachea: Kropfsaft 16	20		
Mitteldarmdrüse 24			
Pleurobranchaea: Kropfsaft 29,6	32,5	26,2	
Mitteldarmdrüse 35,5			

1) Abgesehen von den Ausnahmen, z. B. den Schlingern: Schlangen.
2) Cohnheim, Physiologie der Verdauung, Wiesbaden, p. 19.

Aus diesen Zahlen schließe ich: 1. der reine, 1:1 verdünnte Magensaft ist viel wirksamer als der Extrakt der Drüse, wie auch aus anderen Fällen bekannt ist. — 2) Es wird im Reagenzglase viel langsamer verdaut als in natura; die bekannten Gründe dafür sind: die Verdauungsprodukte werden im Tierleib gleich absorbiert, sie stören im Reagenzglase den Verdauungsvorgang; es fehlt die mechanische Durchknetung der Nahrung mit Fermenten. — Von der großen Bedeutung der Unterschiede zwischen den 4 Tieren spreche ich später (S. 117).

b) Die Verdauungskraft schwankt innerhalb eines Organs. Dies war nur bei Tieren zu untersuchen, die auf Kommando fraßen; deswegen habe ich nur *Murex* und *Pleurobranchaea* daraufhin geprüft. Wenn wir die mittleren Verdauungszeiten der einzelnen Stufen auf Kurven übertragen (s. die Fermentkurven in den Fig. F S. 66 und X S. 97), so ist die allgemeine Erscheinung: die Verdauungsgeschwindigkeit steigt vom Hungertier, wo sie gar nicht vorhanden oder gering war, binnen einer halben Stunde zur Höhe, fällt dann wieder in der Zeit zwischen 1 und 6 Stunden, um wieder steil empor zusteigen. Die Kurve hat also in 5 der 6 untersuchten Fälle die Form eines N, weshalb man sie eine Verdauungs-N-Kurve nennen könnte. — Die Verdauungskraft ist also zumeist nach $^1/_2$ und 10 Stunden am größten.

In den beiden Fällen, *Natica* und *Pterotrachea*, wo ich keine Stufenuntersuchungen machen konnte, war es doch wichtig, festzustellen, daß beim Hungertier die Extrakte aus den Verdauungsdrüsen gänzlich wirkungslos sind, beim Freßtier aber verdauen. Hier müssen weitere beziehungsreiche Untersuchungen einsetzen.

Der Grund für das Schwanken der Fermentkraft ist der Wechsel zwischen Secretbildung und Ausstoßung; das werden wir im Kapitel IV „Histologie der Secretion“ beweisen (S. 131). Hier läßt sich zunächst folgendes vermuten: beim Hungertier ruht das Ferment inaktiv; wir kennen solche inaktiven Fermente von Wirbeltieren her gut. Durch den Reiz der Nahrungsaufnahme wird das Ferment wahrscheinlich indirekt aktiviert und abgegeben (vgl. S. 109). Es verbraucht sich in der Folge; es wird neu gebildet und wieder abgegeben: so entsteht die N-Form der Verdauungskurve.

Dies bestätigt bei *Pleurobranchaea* der Kropfsaft ganz genau. Die Verhältnisse werden hier besonders anschaulich, weil es nur einen einzigen Secretionsort gibt, die Mitteldarmdrüse. Aber dies

steht in Widerspruch zur N-Kurve. Es ist aber nur der eine Unterschied: beim Hungertier fand ich im Drüsenextrakt ein wirksames Ferment, in den Drüsen von *Murex* und *Natica* nicht; diesen Unterschied vermag ich bisher nicht zu begründen. Aber im wesentlichen stimmt auch bei *Pleurobranchaea* die Mitteldarmdrüse mit den anderen Befunden überein: die Verdauungskraft eines Drüsenextraktes oder des reinen Saftes ist nicht immer gleich, sondern schwankt nach der Nahrungsaufnahme auf und ab; wir unterscheiden also zwischen mehreren Fermentschüben. Sehr bemerkenswert ist es, daß mit diesen chemischen Befunden die histologischen genau übereinstimmen (S. 125).

(Über qualitative Unterschiede in der Zusammensetzung des Saftes, wie sie bei Wirbeltieren beobachtet worden sind, kann ich noch keine Angaben machen.)

Dergleichen Untersuchungen sind bisher bei Wirbellosen nicht angestellt worden. Diese Ergebnisse bei Gastropoden bestätigen aber unsere bisherigen Erfahrungen über das Schwanken der Fermentkraft bei Wirbeltieren. Wir wissen durch die Arbeiten Pawlow's und seiner Schüler[1]), daß die Kraft der Fermente zu verschiedenen Zeiten nach der Nahrungsaufnahme im Magen- und auch im Pancreassaft je sehr verschieden ist. (Allerdings leiden alle Versuche bisher noch an dem Fehlen einer genauen Technik zum Messen der Fermentkraft). Die Kurven der Fermentkraft des Magensaftes haben ein ganz verschiedenes Aussehen, je nachdem Fleisch, Brot oder Milch gefüttert wurde.[2]) Aber stets sieht man das Bezeichnende: die Kraft schwankt auf und nieder; man kann zwischen mehreren Fermentschüben unterscheiden. — Bei Fleischfütterung hat der Saft in der ersten Stunde die größte Verdauungskraft; dann fällt die Kurve, steigt wieder zwischen 4—6 Stunden, fällt dann zwischen 6—7, und steigt wieder zwischen 7—8 Stunden. Es ist bei diesen Kurven leider nicht die Fermentkraft des Hungersaftes deutlich angegeben; deswegen kann ich nicht entscheiden, ob der Saft in der Zeit vom Hungertier bis zur ersten Stunde in seiner Kraft ansteigt oder nicht, da die Kurve erst bei „1 Stunde" beginnt.[3]) Ganz ähnlich verläuft die Kurve bei Milchfütterung[3]);

1) Die zusammengestellt wurden in: B. P. Babkin, „Die äußere Secretion der Verdauungsdrüsen" (Berlin), 1914.

2) Chirshin, P. P., Dissertation, Petersburg, 1894 und Babkin, a. a. O., p. 96.

3) Babkin, a. a. O., p. 96.

(in diesen beiden Fällen also ähnlich der *Pleurobranchaea*-Mitteldarmdrüse). — Eine deutliche N-Form aber zeigte sich bei einem anderen Versuch: ein Hund frißt 100 g rohes Fleisch: die Fermentkraft steigt innerhalb der ersten Stunde, fällt während der zweiten, steigt während der 3.—6. Stunde.[1]) Ebenso deutlich bei Brotfütterung: die Kraft steigt nach dem Fressen während der ersten 2 Stunden, fällt dann während 2—5 Stunden und steigt wieder an bis zu 9 Stunden.[3]) — Eine ebenfalls deutliche N-Form zeigt die Fermentkraft nach Hineinlegen von Fleisch in den Magen.[2])

Beim Pancreas sind die Versuche auch noch nicht ganz eindeutig. Die einen Untersuchungen beim Hunde[3]) zeigen die Kurvenform eines umgekehrten N (die Kurve beginnt aber erst bei 1 Stunde nach dem Fressen!), darunter aber eine Kurve mit schwacher N-Form. — Andere Forschungen beim Menschen[4]) beweisen in 9 Fällen, daß die Fermentkraft in N-Form schwankt: während der 1. Stunde empor, während der 2. abwärts, während der 3. und 4. wieder empor (hier beginnt die Kurve scheinbar beim Hungersaft).

Mag nun solche Kurve N-Form haben oder nicht — das werden weitere Forschungen zeigen; es kommt darauf zunächst nicht viel an. Die Hauptsache ist: die Fermentkraft schwankt; wir können zwischen mehreren Fermentschüben unterscheiden. Es ist sehr interessant, daß darin die Secretion der Verdauungssäfte von Mensch, Hund und Schnecke so merkwürdig übereinstimmt; das läßt hoffen, daß man hier ein allgemeines Gesetz später wird aufstellen können. Heute läßt sich nur soviel sagen: die Fermentkräfte, die in der Ruhe des Hungers in den Drüsen aufgespeichert werden, reichen nicht aus, um allein eine tüchtige Menge Nahrung zu verdauen; arbeiteten die Drüsen so gleichmäßig, wie das Wasser aus einer Wasserleitung läuft, so müßte die Kurve der Fermentkraft gleichmäßig einmal aufsteigen und einmal absinken. Vielmehr arbeiten die Drüsen wie intermittierende Quellen; die Reserven werden herausgeworfen, arbeiten draußen und verbrauchen sich. Inzwischen werden neue Fermente in den Zellfabriken hergestellt, die aufs neue herausgeworfen die Fermentkraft draußen steigern usw.; somit arbeiten die Secretionsdrüsen während der Verdauung ständig

1) Babkin, a. a. O., p. 128.
2) Lobassow, Dissert., Petersburg 1896 und Babkin, p. 128.
3) Babkin, a. a. O., p. 261—262.
4) Wohlgemuth, in: Berlin. klin. Wochenschr., 1907, No. 2 (Babkin, a. a. O., p. 263).

an einer Neubildung der Fermente, die dann jedesmal mit einem Ruck entleert werden (ob das auch für Wirbeltiere stimmt, läßt sich wohl noch nicht genau sagen; für Gastropoden werde ich es S. 480 beweisen).

Wenn wir allgemein feststellen, daß die Fermentkraft schwankt, so ist es mir (rein gedanklich) wahrscheinlicher, daß die Kraft zunächst zunimmt, denn sie kann doch im bereits vorhandenen Saft durch die eingeleitete Secretion nur gesteigert werden. Es braucht aber nicht unbedingt so zu sein.

C. Neben diesem Schwanken der Fermentkraft beobachten wir noch eine andere Erscheinung während des Verdauungsablaufes: das Schwanken der Menge des Saftes. Das zeigten uns die makroskopischen Stufenuntersuchungen. Wir sahen bei *Pleurobranchaea* (Tabelle 6 S. 89), wie nach der Nahrungsaufnahme die Saftmenge im Magen ansteigt, nach 10 Stunden ihren Höhepunkt erreicht, dann auf dieser Höhe bleibt, um wieder zu sinken; wie bei *Pterotrachea* (Fig. J) schon wenige Minuten nach der Nahrungsaufnahme der Saft zum Kropf strömt, hier in gleicher Menge bis ungefähr 15 Stunden bleibt und nach 20—25 Stunden mit der verdauten Nahrung wieder verschwunden ist. Wir erfuhren ferner, wie der Magen bei *Murex* im Hunger fast ohne Saft mit gelbem Schleim erfüllt ist, beim Freßtier dagegen prall vollgestaut mit verdauendem Saft. Die allgemeine Erscheinung ist also: die Saftmenge am Verdauungsort ist beim Hungertier gleich 0 oder sehr gering, sie steigt schnell und fällt dann langsam herab.

Diese Beobachtungen ergänzen frühere Funde bei Wirbeltieren. Es ist am Hunde beobachtet[1]), daß die Saftmenge im Magen beim Hungertier sehr gering ist; nach Fütterung von Fleisch, Milch, Brot steigt sie im Verlaufe der 1. oder 2. Stunde (je nach der vorgesetzten Nahrung) bis zur Höhe, um dann wieder allmählich zu fallen. Dieselbe Kurve zeigt die Saftmenge nach Hineinlegen von Fleisch in den Magen[2]), dieselbe der Pancreassaft[3]): schnelles Emporsteigen, langsames Fallen; so erhält man eine bezeichnende Kurve. Es handelt sich also um einen allgemeinen Vorgang: der Organismus

1) Chishin, Diss., Petersburg, 1894 und Babkin, a. a. O., p. 95.
2) Lobassow, Diss., Petersburg, 1896 und Babkin, a. a. O., p. 127, 128.
3) Walther, Diss., Petersburg, 1897 und Babkin, a. a. O., p. 253, 254.

hält seine Fermente zurück und speichert sie auf, um sie im gegebenen Augenblick zur Wirkung frei zu machen; eine dauernde Secretion wäre ein dauerndes Abgeben von Kräften.

D. Was können wir von den physiologischen Bedingungen der Bildung und Ausscheidung des Secrets sagen? Wir haben beobachtet: bei *Pleurobranchaea* stieg die Saftmenge im Kropf ungefähr eine halbe Stunde nach der Nahrungsaufnahme langsam an; bei *Pterotrachea* strömte wenige Minuten nach der Nahrungsaufnahme der Verdauungssaft zum Kropf —: in beiden Fällen konnten keine Nahrungsteile zum Secretionsort gedrungen sein; bei den Raublungenschnecken und vielleicht auch bei *Helix* liegt ebenso die Nahrung nur im Kropf, während der Saft aus der Mitteldarmdrüse nach vorn rinnen muß. — Wir haben ferner an den meisten Kurven beobachtet (Fig. F u. X), wie die Fermentkraft erst kurz nach der Nahrungsaufnahme ansteigt.

In all diesen Fällen sehen wir, wie die Abscheidung des Secrets abhängig ist von dem Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme: durch Reize, die mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung stehen, wird die Absonderung und Neubildung des Secrets bewirkt. Mir schien bei *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea*, daß die Abscheidung erfolgt, nachdem die Nahrung den Pharynx durchschritten hat. Es ist also möglich, daß ein Reiz von dem Pharynx zur Mitteldarmdrüse läuft und die Secretion auslöst.

Es bestätigen sich also auch hier die bei Wirbeltieren gemachten bekannten Beobachtungen zu einer wahrscheinlich allgemeinen Erscheinung: Hungertiere secernieren nicht[1]), die Abscheidung wird von Reizen aus der Ferne bewirkt, nicht durch die unmittelbare Berührung der Secretionsstelle. Das können nach unseren Erfahrungen bei Wirbeltieren Nervenreize oder mittelbare chemische Reize (Chologoga und Secretine) sein. — Was dann die Regulierung der verschiedenen Fermentschübe bedingt, ist mir zunächst unbekannt.

Wir wissen von Wirbeltieren, daß die Latenzzeit vom Fressen bis zur ersten Absonderung des Pancreassaftes $1^1/_2$—$3^1/_2$ Minuten

1) Dagegen die Versuche BOLDYREFF's (in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 50, 1907, p. 400): bei hungernden Hunden „scheidet der Darmsaft alle 2 Stunden eine Absonderung von 15 Minuten aus mit merkwürdiger Regelmäßigkeit". Auch das Pancreas der Pflanzenfresser soll im Hunger secernieren.

währt, vom psychischen Reiz bis zur Absonderung im Magen 6 bis 8 Minuten.[1]) Diese Zeit beobachtete ich auch bei *Pterotrachea* vom Durchtritt der Nahrung durch den Ösophagus bis zur ersten Fermentabscheidung; längere Zeit (20—30 Minuten) braucht *Pleurobranchaea.*

Bei Wirbellosen sind solche Fragen nach den Bedingungen der Secretion bisher nicht beachtet worden. Es ist nur gelegentlich histologisch festgestellt, das Secretkörner aus den Verdauungszellen nach dem Fressen verschwanden; davon spreche ich im Kapitel Secretion (Jordan[2]) hat solche Beobachtungen zusammengestellt). Solche makroskopischen und chemischen Stufenuntersuchungen wie bei *Murex, Pterotrachea, Pleurobranchaea* wurden meines Wissens bisher bei Wirbellosen noch nicht ausgeführt.[3])

E. Weniger wichtig scheint mir das Feststellen von bestimmten Fermenten zu sein, wenn diese nicht in Beziehung zur Nahrung gesetzt werden können; sie sind mehr oder weniger als gegeben anzunehmen, denn wir kennen keine Verdauung ohne Fermente.

a) Protease findet sich natürlich überall, da alle untersuchten Tiere Fleischfresser sind. Der Ort ihrer Secretion ist die Mitteldarmdrüse, wobei eine Vorderdarmdrüse helfen kann (mit Ausnahme von *Natica*, wo die Protease vielleicht nur in der großen Vorderdarmdrüse gebildet wird?) — Die Protease ist in den untersuchten Fällen stets trypsinähnlich (genau kann man das erst nach Prüfung der Endprodukte sagen). Die Reaktion kann sauer sein; aber eine freie Säure im Sinne der Wirbeltiere ist nicht vorhanden.

b) Amylase ist nur bei *Murex, Natica, Pterotrachea* untersucht und gefunden worden. Sie ist gewiß auch Glykogenase (für Krebsnahrung? S. 69). Ihr Secretionsort ist die große Vorderdarmdrüse bei *Murex,* die Mitteldarmdrüse bei *Natica* und *Pterotrachea.*

c) Lipase ist ebenfalls nur bei diesen 3 Formen untersucht. Sie findet sich wahrscheinlich in der Mitteldarmdrüse; vielleicht ge-

1) Babkin, a. a. O., p. 96 und Cohnheim, Physiol. d. Verdauung (Wiesbaden), p. 19.

2) Jordan, Vergleichende Physiologie, Vol. 1 (Jena), 1913, p. 660.

3) Ausgenommen die Beobachtungen Cohnheim's über den Saft der Cephalopoden (in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 35, 1902, p. 396), die ähnliches Schwanken in der Saftmenge ergaben, wie ich es oben festgestellt habe.

langt sie niemals in den Magen, sondern ist nur in der Mitteldarmdrüse selbst tätig; das werden weitere Untersuchungen zeigen.

d) Cellulase ist selten gefunden worden: bei *Natica* gar nicht, bei *Murex* nur in der Mitteldarmdrüse.

2. Die beiden Untertypen: Schlinger und Kratzer.

Haben wir eben versucht, den allgemeinen Typus der Verdauungsbiologie unserer Schnecken kennen zu lernen, so wollen wir jetzt wieder zwei Untertypen herausschälen und in vielen Punkten als grundsätzlich verschieden gegenüberstellen, die Schlinger und Kratzer. Ich habe im vorigen Kapitel über ihre verschiedene Nahrungsaufnahme gesprochen (S. 33). Es zeigt sich nun, daß diese verschiedene Art der Nahrungsaufnahme auch einen recht verschiedenen Darm- und Verdauungstypus bedingt. Wir decken damit einen Teil jener Beziehungen zwischen Nahrungsaufnahme und Organisation morphologisch und physiologisch auf; diese sind zu vergleichen mit jenen allbekannten zwischen Nahrung und Darmlänge.

A. Ich sagte im vorigen Abschnitt, daß man in der Verdauung zwei Vorgänge makroskopisch scheiden könne, 1. das Zertrümmern der Nahrung, 2. das Verdauen in feinste Teilchen. Wie verlaufen diese beiden Vorgänge bei Schlingern und Kratzern?

Die Schlinger schlingen sehr große Beute (bis zur Hälfte des eignen Gewichtes) als einziges Stück hinein; mechanische Werkzeuge am Munde zum Zerkleinern ihrer großen Bissen haben sie nicht. Sie müssen die Beute also chemisch zertrümmern; das geschieht im Kropf, wie ich es in den Schemata in Fig. H—N (S. 79) und P—W (S. 90) gezeichnet habe. Bei dieser chemischen Zertrümmerung können Reibplatten oder kleine Zähne im Kropf mechanisch behilflich sein (S. 114).

Die Kratzer dagegen verlegen den Vorgang der Zertrümmerung nach außen und machen ihn mechanisch ab; d. h. sie raspeln ganz kleine Stücke mit der Radula von dem großen Nahrungsklumpen los und überliefern diese Trümmer als Nahrungsbrei ihren Fermenten.

Was die Schlinger im Kropf chemisch tun, das können die Kratzer außerhalb des Körpers mechanisch (ein Schritt weiterführt zur Außenverdauung!).

B. Daraus ergibt sich unmittelbar für die Schlinger die Notwendigkeit, für die großen eingeführten Nahrungsklumpen einen geräumigen Zertrümmerungsort zu schaffen. Sie benutzen zu diesem Zwecke den Vorderdarm, indem sie ihn zu einem Kropf erweitern. Diesen schließen sie zeitweilig gegen den Mitteldarm ab und schaffen auf diese Weise einen einheitlichen Raum, in welchem sie die Nahrung leicht mit den zuströmenden Fermenten mischen und zertrümmern können.

Der Abschluß gegen den Mitteldarm ist sehr wichtig. Er ist irgendeine Vorrichtung, die nur kleine Teile hindurchläßt und die vielleicht auch willkürlich verengt und erweitert werden kann. So wirken Sphincter (*Pleurobranchaea*), ineinandergreifende Epithelhöcker (*Pterotrachea*). — Der Abschluß ist zu vergleichen mit dem Pylorus des Säugetiermagens.[1]) Es ist bekannt[2]), wie durch den Pylorus ca. 10 Minuten nach der Fütterung der erste Schub des Mageninhaltes in das Duodenum befördert wird, wie dann regelmäßig alle 15—20 Sekunden ein solcher Guß herausgespritzt wird, der bei Fleischfütterung etwa 1 ccm beträgt; dabei kommen verdaute Fleischteile und zertrümmerte Nahrungsstücke heraus. — Ähnlich, sahen wir, arbeitet der Kropfabschluß: bei *Pterotrachea* (Fig. H—N S. 79) eilen in peristaltischen Schüben nur feine Nahrungsteile durch die Stauzähne und das Leitrohr zum Resorptionsort; bei *Pleurobranchaea* (Fig. P—W S. 90) werden durch den Sphincter hindurch nur zertrümmerte Nahrungsteile einzeln in den Magen geschwemmt; ob hier eine Muskel mit reflexbedingter Tätigkeit oder nur eine feststehende engpaßähnliche Verengerung vorliegt, kann ich noch nicht sagen. Das Gemeinsame jedenfalls ist: der Kropf der Schlinger und der Magen der Säugetiere sind „vortreffliche Sortierwerke, die durch rein mechanische Mittel eine elektive Abfuhr ermöglichen".[3])

Die Aufgabe des Kropfes ist also: Zertrümmerung der festen Nahrung in einen leicht verdaulichen Brei, Übergabe dieses Breies in kleinen Portionen an den Magen und dann an den Resorptionsort. Dieselben Aufgaben hat bekanntlich der Kropf der Vögel; er unterscheidet sich aber vom Kropf der Gastropoden dadurch, daß er secerniert; auch kann er noch weitere Arbeiten vornehmen. (Andere Analoga: bei Insecten, Krebsen, Regenwürmern usw.)

1) Kaumagen der Insecten usw.
2) Otto Cohnheim, in: Münch. med. Wochenschr., 1907, p. 2581.
3) Otto Cohnheim, Physiologie der Verdauung, 1908, p. 16.

Es können im Kropf alle möglichen Nahrungsmittel hergerichtet und so verwendet werden. Durch die langsame Abfuhr aus dem Kropf ist eine langsame und gründliche Verdauung und Resorption ermöglicht: dadurch wird die Nahrung trefflich ausgenützt. Die Schlinger können diese großen Mengen mit einem Male verschlingen und dann lange hungern.

Diesen Vorderdarmtypus finden wir in systematisch weit auseinanderliegenden Gruppen. Unter den Heteropoden sind *Pterotrachea* und *Carinaria* nach diesem Typus gebaut: weiter Kropf, abgeschlossen gegen den Mitteldarm. — Unter den Pulmonaten die Raublungenschnecken: der Vorderdarm ist zu mächtigem Kropf erweitert, der Magen (Mitteldarm) ist ganz klein; Anhänge wie Blinddarm und andere Divertikel gibt es nicht.[1]) So haben *Daudebardia* und *Testacella* einen kurzen Ösophagus und sehr großen Kropf, der nach hinten durch eine deutliche Verengerung (Sphincter?) abgeschlossen ist[2]); der Kropf zeigt starke Falten, die sich beim Füllen glätten. Auch *Parmacella*[3]) zeigt diesen Typus. — Unter den Opisthobranchiaten lernten wir zunächst *Pleurobranchaea* kennen: wie der sehr große Kropf gegen den Mitteldarm zu durch einen Sphincter geschlossen ist, wie die Arbeit des Magens gegen die des Kropfes zurücktritt (Fig. P—W). Von *Aplysia* ist bekannt, wie ihr großer Kropf nach hinten sogar durch eine Klappe abgeschlossen ist und so die Nahrung im Vorderdarm gestaut (und vielleicht auch elektiv zur Mitteldarmdrüse geleitet) wird.[4]) — Auch bei *Tethys* hatte ich Verdacht auf Schlingen (S. 35); dem entspricht der Darmbau: „3 magenartige Erweiterungen hintereinander" (Kropf), der letzte „Magen" ist am größten und „gegen den Darm durch einen vorspringenden Rand abgegrenzt".[5]) Das wäre also auch ein dreifacher Kropf (oder Magen?) mit einem Stauwehr abgeschlossen. — Der Schlinger *Bulla* hat einen Kropf von fast $^1/_2$ des Körperraumes.[6]) Der Kropf des Schlingers *Scaphander* scheint scharf gegen den Mitteldarm abgesetzt und ansehnlich groß zu sein.[6])

Sehr interessant ist es, daß manche Schlinger die Nahrung nicht nur chemisch zertrümmern, sondern auch mechanisch:

1) Bronn-Simroth, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 3, p. 357.
2) ibid., p. 358.
3) ibid., Textfigur 119.
4) Enriques, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901.
5) Bronn-Keferstein, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 2, p. 680.
6) ibid., p. 682.

Aplysia hat im hinteren Abschnitt des Kropfes zwei Reihen Zahnleisten, welche die Nahrung verkneten.[1]) *Bulla* besitzt „drei Knochenplatten[2]), unregelmäßig, eiförmig, an beiden Enden spitz“[3]); mit diesen soll sie Muscheln zertrümmern können.[4]) *Scaphander* hat 2 solche Platten an den Seiten des Kropfes, eine unten am Boden, wahrscheinlich zu ähnlichem Zweck. Solche Bewaffnung des Kropfes findet sich auch bei den *Peltidae*, *Melibe*, *Bornella*, *Marionia*, von denen aber die Nahrungsaufnahme nicht bekannt ist. —

Dagegen brauchen die kleinen Stücke der Kratzer, welche die Radula draußen abschabt, nicht gestaut und zertrümmert zu werden; sie sind bereits klein genug, um breiartig zum Darm gebracht und leicht von den Fermenten verdaut zu werden. Deswegen zieht ein dünner Ösophagus unmittelbar zum Magen hin; seine Aufgabe ist einzig, die Nahrungsteile langsam zum Magen zu leiten, wahrscheinlich auch schon mit den Fermenten der Vorderdarmdrüsen etwas zu vermischen; während der vielstündigen Verdauung (S. 117) kommt langsam ein kleiner Nahrungsschub nach dem anderen durch den Ösophagus in den Magen gerutscht und kann hier mühelos schnell verdaut werden. Ein Verschluß gegen den Magen wäre ganz unnütz: glatt läuft der Ösophagus in den Magen hinein; hohe Längsfalten leiten gut (*Murex*, *Natica*: Ösophagusklappe).

Die Kropfarbeit der Schlinger leisten bei den Kratzern Radula und Ösophagus zusammen. Wir können den Ösophagus geradezu mit dem Verschluß des Kropfes und dem Pylorus des Säugetiermagens vergleichen: alle drei lassen nur kleine Stücke hindurch und ermöglichen auf diese Weise eine langsame und gründliche Verdauung; das Sortierwerk der Schlinger ist bei den Kratzern nach außen verlegt, in die Radula. Was die Schlinger zunächst chemisch leisten, das arbeiten die Kratzer zunächst mechanisch. — So er-

1) Enriques, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.
2) Wirklich „Knochen“?? (H.).
3) Bronn-Keferstein, Klassen u. Ordn., Vol. 3, Abt. 2, p. 682.
4) Diese Vorrichtung ist analog den Schlundzähnen von *Dasypeltis*, mit denen diese Schlange die verschlungenen Eier zertrümmert; die Zähne sind auf den Dornfortsätzen des 22.—26. Wirbels festgewachsen; der 27.—34. Wirbel ist nach vorn gerichtet und bildet so einen Abschluß des Vorderdarmes; auch die Speiseröhre ist vor dem Eintritt in den Magen stark verengt! (Simroth, Biologie, 1901, Vol. 2, p. 35).

reichen Kratzer und Schlinger dasselbe Ziel, die erste Oberflächenvergrößerung der Nahrung, auf ganz verschiedene Weisen.

C. Damit steht im engen Zusammenhang die verschiedene Ausbildung der Fermentdrüsen des Vorderdarmes. Die Schlinger besitzen entweder gar keine Verdauungsdrüsen am Vorderdarm, wie *Pleurobranchaea*, oder sehr kleine, wie *Pterotrachea*, oder solche ohne Ferment, wie bei *Aplysia*, wo ich die „Speicheldrüsen" 6mal auf eine Protease untersuchte, ohne diese zu finden (es kann aber ein anderes Ferment darin sein). Ob das Fehlen einer Fermentdrüse am Vorderdarm zum Untertypus gehört, ist bei unseren geringen Arbeitskenntnissen der Vorderdarmdrüsen bei Raubpulmonaten und Opisthobranchiern ungewiß.

Als Grund für das Fehlen einer Drüse könnte man sich denken: der Weg bis zum Verdauungsort, dem Kropf, ist recht kurz; die Nahrung kommt in großen Stücken herein; da scheinen Drüsen am Vorderdarm ziemlich wirkungslos, da sie keinen Brei von Fermenten und Nahrung herstellen können. —

Dagegen sehen wir bei vielen Kratzern Fermentdrüsen am Vorderdarm: bei *Murex* eine protease- und eine amylasegebende Drüse, bei *Natica* eine proteasespendende. Von *Sycotypus canaliculatus*[1]) kennen wir „Speicheldrüsen" mit Protease, bei *Helix*[2]) eine Vorderdarmdrüse mit Kohlehydratfermenten. — Als Grund dafür könnte man sich denken, daß das Ferment während des Raspelaktes und beim Heruntergleiten durch den Ösophagus in den Magen den kleinen Nahrungsteilen beigemischt wird; das hat Zweck, denn die kleinen abgeraspelten Stücke lassen sich leicht angreifen und zu einem Brei vermengen, bei den Nahrungsklötzen der Schlinger ist dies unmöglich: Vereinigung chemischer und mechanischer Lösung. So nützen die Kratzer den übermäßig langen Weg aus: die Nahrung kommt als Brei zum eigentlichen Verdauungsort. Man kann also definieren: die Kratzer haben eine Breiverdauung, die Schlinger eine Stückverdauung; darauf kommt viel an.

D. Die Verschiedenheit der Nahrungsaufnahme bedingt die Verschiedenheit des Vorderdarmes — die Unterschiede am Vorderdarm

1) Mendel, Lafayette, Bradley, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 13, 1905, p. 17.

2) Literatur s. bei Jordan, Vergleichende Physiologie, Vol. 2, 1913, p. 275—279.

verursachen die des Mitteldarmes. Er ist bei Schlingern klein im Verhältnis zu dem großen Kropf, gegen den Vorderdarm, wie eben geschildert, abgeschlossen; er bildet den kleinen Magen, dem als große Ausstülpung die Mitteldarmdrüse ansitzt. Der Magen fehlt bei *Pterotrachea*, das Leitungsrohr geht unmittelbar aus dem Kropf in die Mitteldarmdrüse ohne Erweiterung über. Genau so scheint es bei den Raublungenschnecken zu sein: die beiden Ausstülpungen (Mitteldarmdrüse) münden in einen Mitteldarm mit ganz engem Lumen[1]), das Secret der Mitteldarmdrüse „ergießt sich ohne Aufspeicherung im Magen in den Vorderdarm, wo es unmittelbar die Lösung der Fleischnahrung übernimmt".[2]) — Mehr Gebrauch vom Magen macht *Pleurobranchaea* (Fig. P—W): hier hat er außer der Leitung noch die Aufgabe, die Nahrung zu feinsten Teilchen zu verdauen, nachdem der Kropf vor allem sie zu gröberen Partikeln zertrümmert hat (rein makroskopisch gesprochen). Über die Magenarbeit anderer Opisthobranchier sind wir nicht unterrichtet.

Bei Kratzern dagegen findet die Verdauung vor allem im Magen statt, deswegen ist dieser stattlich ausgebildet.[3]) Die Nahrung kann hier ebenfalls bei ihrem Eintritt in den Verdauungsort gestaut werden, also vom Magen gegen den Enddarm zu (*Natica*, *Helix*, *Paludina*[4])), oder der Weg ist ganz frei (*Murex*): immer aber leiten deutliche Falten zu den Gängen der Mitteldarmdrüse.

Hierbei gleich einige Worte zu *Helix:* sie ist ihrer Nahrungsaufnahme nach sicher ein Kratzer (S. 36). Sie besitzt auch die bezeichnenden (?) Fermentdrüsen am Vorderdarm. Der Vorderdarm aber ist zu einem Kropf erweitert: diese Tatsache scheint aus dem Rahmen des Typus herauszufallen, aber nur scheinbar. Es ist hier nämlich ein Kropfmagen ausgebildet, d. h. Vorderdarm und Mitteldarm gehen ohne klare Scheidung ineinander über; der Magen hat sich gewissermaßen nach vorn zu kropfartig ausgedehnt, vermutlich wegen der Pflanzennahrung. Vor allem führt der Vorderdarm scheinbar ohne irgendeine Stau- oder Schließvorrichtung in den Magen hinein!

1) BRONN-SIMROTH, Klassen u. Ordnungen, Vol. 3, Abt. 3, p. 357.
2) ibid., p. 368.
3) Die Muscheln als Partikelfresser haben einen ganz reduzierten Vorderdarm, nur einen Magen. Das wäre ein Schritt weiter.
4) LEYDIG, in: Z. wiss. Zool., Vol. 2, 1850, p. 151.

E. Der Enddarm dient bei allen Formen zum Abführen der Nahrungsreste. Der Magen ist gewöhnlich gegen den Enddarm zu durch ein Stauwehr abgeschlossen, nur bei *Murex* fand ich kein solches; das hängt vielleicht mit der Ausbildung des Enddarmes bei dieser Form überhaupt zusammen. Die Schlinger besitzen einen kurzen geraden Enddarm (ich muß mich hierbei ganz auf die von mir untersuchten 4 Formen beschränken). Er dient allein zum Abführen der Nahrung. — Die Kratzer dagegen nehmen so kleine Stücke auf, daß diese überall verdaut werden können, denn die Teilchen können leicht verteilt werden. Vielleicht hängt damit die Tatsache zusammen, daß bei *Murex* der Magen und der bedeutend erweiterte Enddarm unmittelbar durch Falten verbunden sind, daß sich im ungespülten Enddarm Fermente finden.

F. Wir sahen in der Zusammenstellung S. 34, wie die Schlinger *Pleurobranchaea* und *Pterotrachea* die Nahrung in 5—20 Minuten aufnehmen, wie die Kratzer *Murex* und *Natica* dazu bis 20 Stunden brauchen. Der Grund dafür ist: die Schlinger zertrümmern die Nahrung innerhalb, die Kratzer außerhalb des Körpers; Zerkleinern braucht viel Zeit, Verschlingen wenig.

Damit steht in engem Zusammenhang die sehr verschiedene Zeit der Verdauung. Die Schlinger übergeben die Nahrung ihren Fermenten als schwerverdauliches Stück, die Kratzer als leichtverdaulichen Brei. Und wirklich zeigt uns die unmittelbare Beobachtung des Verdauungsablaufes, daß die Schlinger 20 Stunden, bis 7 Tage brauchen, die Kratzer dagegen nur 3—10 Stunden (S. 104). Die Schlinger übergeben eben eine sehr kleine Nahrungsoberfläche ihren Fermenten, die Kratzer eine sehr große.[1]) So gleicht die Verdauungszeit den Vorteil der Nahrungsaufnahme wieder aus.

Sehr interessant ist es, damit die beobachtete Fermentkraft im Reagenzglase zu vergleichen. Es zeigt sich S. 104, daß die Fermente der Schlinger fast ebenso lange im Reagenzglase verdauen wie die Kratzer. Wir können sagen: die absolute Fermentkraft ist schätzungsweise bei allen untersuchten Gastropoden gleich. Wenn nun solche gleiche Fermentkraft einmal auf einen festen Nahrungs-

1) Dasselbe ist bei Wirbeltieren beobachtet: ist die Nahrung nicht gekaut und mit Speichel und Ferment zum Brei vermischt, so ist sie für den Magen schwerverdaulich (Schüle, in: Arch. Verdauungskrankheiten, Vol. 5, 1899; und C. Fermi, in: Arch. Anat. Physiol., Abt. Physiol., 1901, Suppl., p. 1).

klumpen, ein andermal auf einen Nahrungsbrei einwirkt, so muß natürlich der Nahrungsbrei schneller verdaut werden als der Klumpen. Und das zeigt sich. — Ferner ist zu bedenken, daß die Nahrungsteile bei den Kratzern in vielen einzelnen Schüben stundenlang hintereinander dem Magen zueilen: die ersten sind längst verdaut, wenn die letzten eintreffen. Das erleichtert die Verdauung sehr.

Das sind mit den Tatsachen und Gedanken von S. 33 zusammen einige Grundstriche zum Bilde der beiden herausgeschälten Typen. Wir sehen, wie die gleiche Art der Nahrungsaufnahme morphologisch denselben Darmtypus und physiologisch denselben Verdauungstypus in den systematisch verschiedensten Gastropodengruppen bedingt: unter den Pulmonaten, Heteropoden, Opisthobranchiern. Weitere Untersuchungen werden die Grundstriche zu festumrissenen Bildern formen, werden noch tiefere Zusammenhänge zwischen Bau und Arbeit aufdecken —: so entstehen physiologische Typen (S. 4) die bezeichnet werden durch bestimmte Erscheinungen der Form und Arbeit, durch die Gleichheit im Endziel (Umfang) der Handlung: Aneignen der Nahrung — und durch die Ähnlichkeit in der Art (Inhalt) der Handlung: Schlingen — Kratzen.

Jetzt können wir sagen: Gastropoden, die schlingen, müssen bestimmten Bau und Funktion des Darmes haben; aber leider können wir noch nicht genau wissen, in welcher Reihenfolge sich diese drei zusammenhängenden Tatsachen bedingen.

Reiche gedankliche Beziehungen ergeben sich, wenn man Schlinger und Kratzer aus verschiedenen Tierstämmen miteinander vergleicht.

4. Kapitel. **Die Histologie der Secretion.**

Die Secretion des verdauenden Saftes geht in dem Kreislauf der Ernährung der eigentlichen Verdauung voraus: die Secretion ist die Ursache der Verdauung. Trotzdem erscheint es praktischer, in derjenigen Reihenfolge vorzuschreiten, in der man beobachtet: zuerst also die offensichtliche Wirkung, dann ihre Ursache zu beschreiben.

Haben wir im vorigen Kapitel die Wirkung des Ferments an der Mündung des Saftstromes kennen gelernt, so sehen wir jetzt die Quelle und den Fluß des Ferments.

Bei den in Frage stehenden Gastropoden war mir, außer einer Angabe bei Enriques [1]) über die Mitteldarmdrüse der *Pleurobranchaea*, nichts bekannt. Mit den Funden bei anderen Gastropoden vergleiche ich am Schluß (S. 133).

Meine Angaben über den Ort der Secretion habe ich S. 102 vergleichend zusammengestellt.

Ich betone nochmals (vgl. S. 39), daß die Secretion ein Fluß, eine fortlaufende Bewegung ist; wenn wir eine solche beschreiben wollen, müssen wir aus ihr einige willkürlich diskret gemachte Punkte herausgreifen, als besondere Stadien beschreiben und an ihnen den Ablauf des Vorganges darstellen. In natura gehen alle diese Stufen unmerklich ineinander über.

Bisher sind nur Secretionsvorgänge bekannt, die sich innerhalb einer Zelle abspielen. Wir werden auch solche kennen lernen, die außerhalb der Zelle abrollen.

I. Die Vorgänge innerhalb der Zelle.

Zunächst einiges Wesentliche über die Vorgänge, die sich in den Secretionszellen von *Pleurobranchaea* abspielen (Fermentzellen Barfurth's, Keulenzellen Frenzel's), damit wir ein morphologisches Verständnis für die physiologischen Beobachtungen des vorigen Kapitels gewinnen.

Ich halte auch für die Erforschung der Formvorgänge in den Secretzellen allein die Stufenuntersuchung (S. 40) für zweckmäßig. Nachdem ich schon stufenweis den Ablauf der Verdauung im Magen und der Fermentkraft im Reagenzglase (*Murex* und *Pleurobranchaea*) geprüft hatte, untersuchte ich auf denselben Stufen den Ablauf der Arbeit in den Drüsenzellen. Ich forsche auf diese Weise nach den Arbeitsbeziehungen zwischen der Secretion, der Fermentkraft und der Verdauung.

Von jeder Stufe habe ich 3 Tiere untersucht; das ist nötig, denn man kann nicht genau wissen, ob die Tiere in den 15—20 Tagen Hungern vor dem Fressen auch wirklich ihre vorherige freiwillige Nahrung ganz verdaut haben, und darauf kommt viel an. Ich halte es für wichtig, von jedem Tier die eine Hälfte der Mitteldarmdrüse zu Fermentuntersuchungen, die andere zu histologischen Beobachtungen zu verwenden. Durch Vergleichen der Nummern kann

1) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365.

man so leicht Fermentkraft und histologisches Bild in Beziehung setzen.[1])

A. Allgemeiner Bau der Mitteldarmdrüse bei *Pleurobranchaea.*

Die Mitteldarmdrüse besteht — wie Fig. Z zeigt — aus Schläuchen, die sich gegenseitig dicht aneinanderlegen und sich dadurch abflachen. Jeder Schlauch ist von Bindegewebe umgeben (mit kleinen Kernen, die eiförmig bis langgestreckt sind). Dieses bildet die Grundlage für die Drüsenzellen, so daß wir sagen können: das Binde-

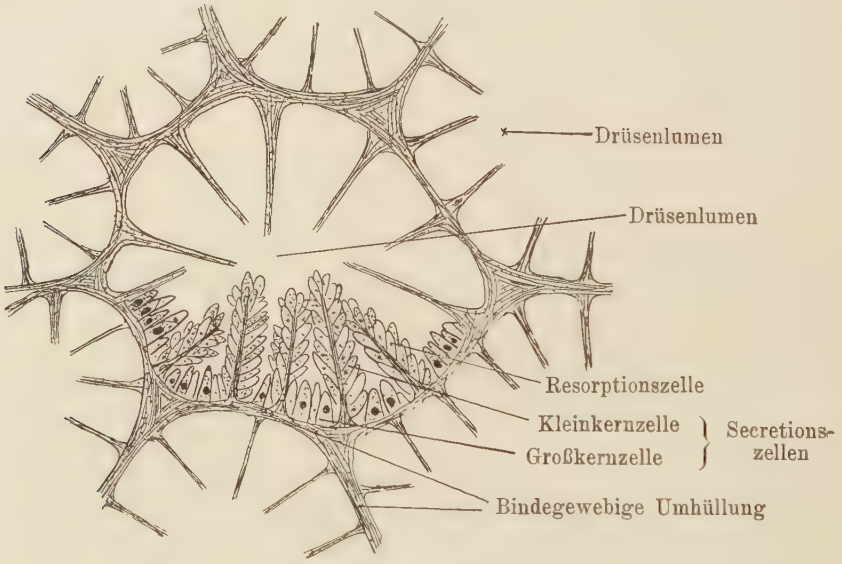

Fig. Z. *Pleurobranchaea meckelii.*

Halbschematisches Übersichtsbild über die Mitteldarmdrüsen-Histologie. Das Bindegewebe bildet Schläuche mit einspringenden Lamellen. 3 Arten Zellen.

gewebe bildet jene Schläuche und sendet zur Oberflächenvergrößerung noch Lamellen in das Innere des Schlauches hinein, die senkrecht zur Wand des Schlauches stehen (in Fig. Z sind größtenteils

1) Bisher sind nur 2 Stufen der Secretion unterschieden und histologisch verglichen worden: Hunger- u. Freßtiere. Auf diese wichtigen Arbeiten von Altmann, R. u. M. Heidenhain, Biedermann usw. möchte ich vergleichend erst in einer weiteren Veröffentlichung eingehen, wenn ich noch mehr Tiere auf vielen Verdauungsstufen untersucht habe.

nur diese Bindegewebsstränge gezeichnet: nur die untere Hälfte des mittleren Acinus ist mit Drüsenzellen besetzt dargestellt).

Wir können der Arbeit nach zwei Haupttypen von Zellen unterscheiden: 1. diejenigen, welche Secretkörner in sich tragen, die in den Stufenuntersuchungen bezeichnende Veränderungen erleiden: die Secretzellen (dargestellt in Fig. Z durch Punktierung des Plasmas), — 2. solche, welche verfüttertes Eisen oder Karmin resorbieren: die Resorptionszellen (dargestellt in Fig. Z durch ganz helles Plasma). — Andere Zellarten kommen nicht vor.

Die Secretionszellen können wieder ihrer Form nach in zwei Gruppen eingeteilt werden, ohne daß ich Aussagen über ihre verschiedene Arbeit machen könnte: a) die Kleinkernzellen, b) die Großkernzellen. Beides sind Secretzellen, wie ich unten beweisen werde; sie sind aber sehr verschieden in der Größe ihrer Kerne, in der Lage im Mitteldarmdrüsenschlauch und in der Periode ihrer Arbeit. Dies zwingt zur Unterscheidung.

Die Kerne der Großkernzellen (Fig. A^1, S. 122) haben bei gleicher Zellgröße den doppelten bis dreifachen Durchmesser wie die Kerne der Kleinkernzellen; sie zeigen kompakte Chromatinmassen und sehr großen Nucleolus. Diese Zellen sitzen nur an der eigentlichen Wand des Schlauches, nicht an den vorspringenden Lamellen. Über die Einschlüsse und die Arbeitsperioden spreche ich später.

Die Kleinkernzellen Fig. B^1—K^1 haben kleinere Zellkerne. Sie sitzen mit den Resorptionszellen in bunter Reihe vor allem an den Lamellen; sie sind bedeutend zahlreicher als die Großkernzellen; an sie werden sich die Hauptuntersuchungen knüpfen.

B. Die Arbeit der Secretzellen.

Da Hungertiere die Erzeugnisse der Secretzellen, die Secretkörner, als Reserven fertig zum Ausstoßen in den Zellen liegen haben, so kann man das Werden dieses Secrets bis zu dem Reserveruhepunkte am Hungertiere selbst nicht feststellen. Um daher wirklich von vorn anzufangen, möchte ich zunächst die Bildung des Secrets in seinen Stufen schildern und erst später untersuchen, wie sich diese Stufen auf den einzelnen Verdauungsstadien verhalten. Ich nehme zwar damit die Ergebnisse voraus und schildere erst später den Weg, auf welchem ich zu ihnen kam, es ist aber praktischer so.

a) Der Auf- und Abbau der Secretkörner

geht folgendermaßen vor sich. Ich unterscheide zwei verschiedene Vorgänge: 1. die Bildung der Secretkörner bis zum Reserveruhepunkt, 2. die Lösung der Secretkörner innerhalb der Zelle.

α) Der Aufbau der Secretkörner läßt 3 verschiedene Stufen (Stufe a—c) erkennen, die ich in Fig. B¹ zeichne, wo sie zufällig alle in einer einzigen Zelle vorkamen.

Stufe a. Das fädige Plasma umgibt im Innern der Zelle hellere Höfe. In diesen liegen eingebettet unregelmäßig verstreute, feinste Körnchen, bei 780facher Vergrößerung an der Grenze der Sichtbarkeit, von schwachgelber Farbe. Der Hof ist nicht völlig

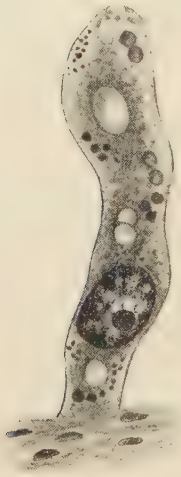

Fig. A¹.

Fig. B¹.

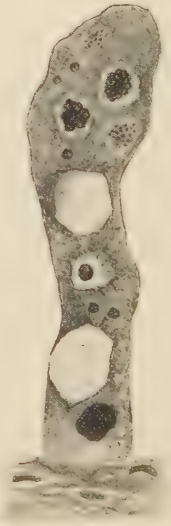

Fig. C¹.

Fig. A¹. *Pleurobranchaea meckelii.* Großkernzelle auf der 1.—2. Stufe der Auflösung der Secretkörner. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. B¹. *Pleurobranchaea meckelii.* Kleinkernzelle mit allen 3 Bildungsstadien des Secrets. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. C¹. *Pleurobranchaea meckelii.* Kleinkernzelle. Alle 3 Auflösungsstadien innerhalb der Zelle. 2 Zellen hintereinanderliegend. Sublimat, Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. ZEISS Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

rund, sondern scheint in unregelmäßiger Umrandung die Bildungsstätte jener kleinen Körner zu sein. Eine Membran um den hellen Hof ist nicht sichtbar; es handelt sich vielleicht aus diesem Grunde, und

nach dem ganzen Aussehen zu urteilen, um keine Vacuole. Es ist möglich, daß die Fädchen des Plasmas, die an dieser Stelle fehlen (wodurch der Hof gebildet wird), sich bei der Bildung der Körnchen beteiligen.

Stufe b. Die Zahl der Körnchen hat sich vermehrt; sie sind größer geworden. Sie liegen dicht zusammengedrängt und bilden oft einen deutlichen Klumpen. Ihre Farbe ist noch recht dunkelgelb, ohne das hellere Leuchten wie in späteren Stufen. Jeder einzelne Klumpen ist von solchem helleren Hof umgeben.

Stufe c. Wieder hat sich die Anzahl der Körnchen vermehrt, hat sich der Umfang der einzelnen vergrößert. Man sieht jetzt öfter zwischen den einzelnen Körnern keine Zwischenräume mehr, dann sind sie zusammengeballt wie zu einer Morula; doch ist dies nicht immer so, sie können auch vereinzelt in dem hellen Hof des Plasmakörpers liegen. Die Farbe der Körner erscheint ein wenig heller als bei a und b.

So bezeichne ich die 3 Stufen der Secretbildung mit Buchstaben, mit Zahlen dagegen die Stufen der Auflösung innerhalb der Zelle.

β) Die Auflösung der Secretkörner habe ich innerhalb einer Zelle ebenfalls in einer einzigen Figur dargestellt, in der sie zufällig alle drei vorkamen. Diese Fig. C^1 ist so gewonnen, daß zwei Zellen hintereinander getroffen wurden; von der oberen ist der Kern nicht mit geschnitten worden.

Stufe 1. Die einzelnen Körner liegen in einem morulaähnlichen Verbande oder vereinzelt — das ist gleich. Sie haben eine heller gelbe Farbe; ihr Umfang ist gewachsen, ihre Oberfläche ist ganz fein gekörnelt im Gegensatz zu der starken Körnelung in den Bildungsstadien. Vor allem ist jeder Haufen von einer rundlichen, deutlichen Vacuole umgeben, die sich als Blase zeigt, indem sie ziemlich scharf gegen das umgebende Plasma abgesetzt ist. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich um eine Blase mit eigener Wandung oder nur um einen kugligen Hohlraum im Protoplasma ohne Wandung handelt. Aber es spricht viel für die erste Vermutung, wie wir ja auch aus mannigfachen Erfahrungen wissen, daß apoplasmatische Gebilde von solchen feinsten Häutchen umgeben sind; auch von den Vacuolen der Protozoen ist dies neulich bewiesen worden.[1]) Es sind eben Oberflächenveränderungen, wie sie jede Zelle als Abschluß gegen ein anderes Medium hin bildet. — Aus

1) Stempell, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Physiol., 1914.

Erfahrungen an anderen Stufen, die ich unten ausführe (S. 139), muß ich auch annehmen, daß auch jedes einzelne Körnchen dieses Stadiums mit einer Membran umgeben ist, so skeptisch ich selbst zunächst gegen diese Vermutung war.

Stufe 2. Wir sehen nun, wie die Körner sich auffallend verändern: ihr Umfang hat sich bedeutend vergrößert, der Durchmesser ist doppelt so groß geworden; die feine Körnelung der einzelnen Körner, die bei der Bildung am stärksten war, auf Stufe 1 bereits fast schwand, ist nun gänzlich verschwunden; wie glatte leuchtende Öltropfen liegen die einzelnen Kugeln beieinander, so daß ich sie jetzt schon als Blasen bezeichnen kann. Ihre Farbe ist auffallend leuchtend gelb, ihre Ränder etwas heller als in der Mitte, was leicht zu erklären ist. Die Vacuole um sie herum zeigt keine Veränderungen. Ich denke mir den Vorgang der Lösung so: die Zelle scheidet eine Flüssigkeit in die Vacuole um die Körner herum aus; wir kennen solche Vorgänge von den Protozoen her. Die Vacuolenflüssigkeit wirkt nun auf die Körner ein. Diese besitzen eine Membran (ich muß hier das Ergebnis der Untersuchungen auf S. 139 schon vorausnehmen). Ich halte es nun für möglich, daß die Vacuolenflüssigkeit durch diese Membran hindurchdringt und so allmählich das Korn auflöst.

Stufe 3. Jedenfalls wird diese Kugel gelöst: bis auf wenige Überreste, die man als Reste der Membranen deuten könnte, ist von den Kugeln bald nichts mehr zu sehen. Es liegt im Plasma ein deutlicher großer Hohlraum, der ursprünglichen Lösungsvacuole entsprechend; er ist scharf abgegrenzt gegen das Plasma. Alle Körner sind in ihm gelöst, als große Blase liegt er, schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar, in der Zelle. Die Flüssigkeit selbst wird durch die Nachbehandlung der Paraffinschnitte herausgeholt.

b) Der periodische Ablauf der Secretion.

Man sieht diese Gebilde gelegentlich zu dreien in einer Zelle vereinigt; da würde man sie ohne Kenntnis der Bewegung für ganz verschiedene Gebilde halten, ohne Zusammenhang. Durch die Stufenuntersuchungen erkennen wir den zeitlichen Verlauf jener eben geschilderten Bildung und Umbildung: den periodischen Ablauf der Secretion. Damit kann ich die Richtigkeit meiner Theorie vom Auf- und Abbau beweisen.

Da in den Großkernzellen und den Kleinkernzellen die zeitliche

Arbeitsweise verschieden ist, so muß ich sie beide getrennt beschreiben.

1. In den Kleinkernzellen, die der Zahl nach weit überwiegen, läuft die Arbeit so ab (ich habe diesen Ablauf halbschematisch in Fig. D^1—K^1 dargestellt):

Beim Hungertier. Die Zellen enthalten sehr viel Secretkörner, die sich allermeist auf dem c-Stadium befinden; dies ist also die Form, in der die Secretkörner in Reserve aufgespeichert werden. Man kann gelegentlich, aber selten, die 1. Stufe der Lösung erblicken, indem ein kleiner Hof sich um den Secrethaufen gebildet hat. — Oft liegen 5—7 solcher Secrethaufen in einer Zelle, jeder zeigt auffallend viele Körner: die Morulaform. Auch einzelne Körner kommen vor. Das Plasma erscheint fast homogen.

$^1/_2$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme sieht man schon bei schwacher Vergrößerung auffallende Unterschiede gegen das Hungertier: das ganze Gewebe scheint siebartig durchlöchert. Bei stärkerer Vergrößerung sah ich: die Stellen, wo früher die Secretkörner in der c-Stufe lagen, sind jetzt meist von größeren Vacuolenblasen (Stufe 3) eingenommen; das gibt das siebartige Aussehen. Sonst erblicken wir in vielen Zellen alle jene Lösungsstadien 1—3 (wie ja auch die Fig. C^1 aus der Stufe „$^1/_2$ Stunde“ entnommen ist). Das Plasma ist auch verändert: es zeigt viele sehr kleine, verästelte Körnchen. Also: die Secretkörner sind meist aufgelöst oder in Auflösung begriffen. Aus unten (S. 144) näher angeführten Gründen muß ich annehmen, daß auch eine große Menge im festen Zustande ausgestoßen werden: die Mobilmachung ist erfolgt, der erste Fermentschub ist heraus.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme: ich erblicke jetzt zum erstenmal die Bildungsstufen a—c, vor allem b. In den Bildungshöfen eingeschlossen liegen jene feinsten dunklen Körner. Es will mir scheinen, als sei das Plasma homogener, doch ist dies bei den vielen anderen Einschlüssen schwer zu entscheiden. Also: es werden sofort nach dem Ausstoßen des 1. Fermentschubes neue Secretkörner gebildet.

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: das Bild ist dem des Hungertieres ähnlich; vollendete c-Stufen liegen haufenweise gelb in den Zellen; in einer Zelle konnte ich 8 solche Haufen zählen. Sie sind zumeist in Klumpen zusammengelegt: Morulaform.

Also: die 2. Bildung des neuen Secrets ist vorüber, die Körner liegen zum Ausmarsch oder zur Lösung in den Zellen bereit.

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: wieder ist es schon bei schwacher Vergrößerung sehr auffallend, wie durchlöchert das Gewebe erscheint. Bei starker Vergrößerung sieht man das Plasma wieder sehr vacuolenreich, die Secretkörner meist geschwunden. Lösungsstadien konnte ich kaum finden. Dafür werden bereits neue Secretkörner gebildet; das a- und b-Stadium ist sehr häufig. Also: der 2. Fermentschub ist hinausbefördert, ein dritter wird soeben gebildet.

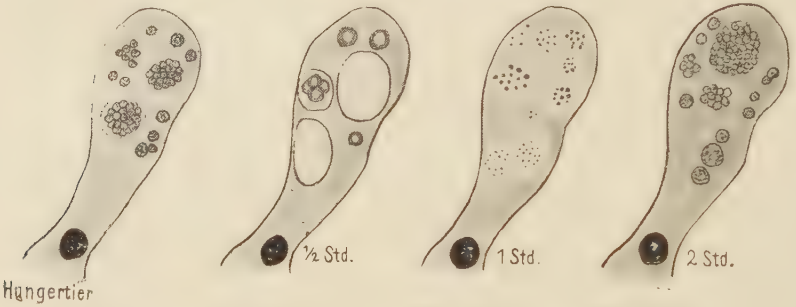

Fig. D¹. Fig. E¹. Fig. F¹. Fig. G¹.

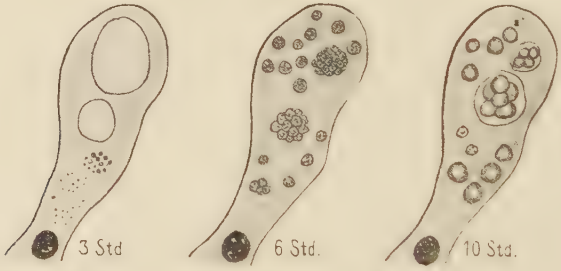

Fig. H¹. Fig. J¹. Fig. K¹.

Fig. D¹—K¹. *Pleurobranchaea meckelii.*

6 Halbschemata zur Darstellung des Secretionsablaufes innerhalb der Zelle in der Zeit vom Hungertier bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: die Secretkörner haben an Menge zugenommen; es sind alles c-Stufen geworden, die dicht gedrängt, aber meist unregelmäßig zerstreut massenhaft in den Zellen liegen. Es sind fast nichts als c-Stufen zu erkennen, keine Bildungs- und keine Auflösungsstadien. Die Anzahl scheint

gegen die vorige Stufe vermehrt. Also: der 3. Secretschub liegt zur Lösung bereit.

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: man sieht einzelne c-Stufen, aber recht selten. Dagegen hat sich das 1. und 2. Stadium der Auflösung bedeutend vermehrt; sie sind sehr zahlreich. Zumeist sind diese deutlich abgerundeten Haufen von einer Vacuole umgeben. Also: nach 10 Stunden ist die Drüse gerade bereit, den 3. Secretschub hinaus zu befördern.

Um diese regelmäßigen Perioden anschaulicher zu machen, zeichne ich mir eine kleine Kurve (Fig. L[1]), wobei ich von rechts nach links die Zeiten nach der Nahrungsaufnahme, von oben nach unten die Stufen abtrage, auf denen ich diese Körner fand. Daraus ergibt sich, daß die Secretkörner in der Zeit vom Hungern bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme 3mal aus der Zelle entfernt und 2mal neugebildet werden. Ein Verbrauchen und Neubilden wechselt ab. Diese wichtige Tatsache werden wir gleich (S. 131) zur Verdauung in Beziehung setzen. Das Auflösen geht zuerst am schnellsten: in der ersten halben Stunde sind die Reserven mobil gemacht. Sofort treten neue Körner auf; deren Bildung dauert schon etwa $1^1/_4$ Stunde, die Auflösung wieder $^1/_2$ Stunde. Die 2. Neubildung verlangsamt sich wieder: sie braucht etwa 2 Stunden; die 3. Verarbeitung dauert, scheint's, ca. 4 Stunden (wenn sich nicht inzwischen noch andere Secretionen einschieben).

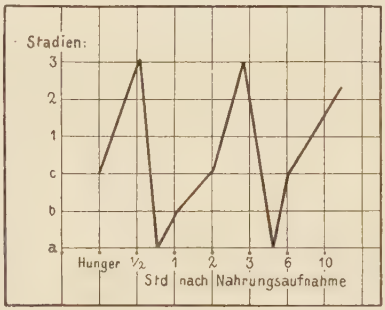

Fig. L[1]. *Pleurobranchaea meckelii.* Kurve zur Darstellung der Perioden im Secretionsablauf innerhalb der Zelle. Darstellung der Schemata D^1—K^1.

Ich beobachtete dabei noch eine Reihe anderer Erscheinungen in den Drüsenzellen, von denen ich aber noch keine genetische Kette aufstellen kann und deren Bedeutung mir noch unklar ist. Deswegen möchte ich mich noch nicht darüber auslassen (rote und blaue Plasmamassen bei Färbung mit Hämatoxylin und Eosin, Verhältnis des Kernes zur Secretion, Verhältnis der mit Hämatoxylin färbbaren Plasmateile zur Secretion usw.).

Aus diesen Stufenuntersuchungen habe ich also die Theorie über den Werdezusammenhang aller jener Körnchen, Körner, Ballen,

Blasen, Vacuolen usw. gewonnen; sind meine Beobachtungen auf den verschiedenen Stufen überhaupt einzeln richtig, dann muß auch die Theorie über den Zusammenhang dieser einzelnen Bilder richtig sein, denn wir ordnen ja die Veränderungen wirklich zeitlich hintereinander, nicht nur gedanklich. Das scheint mir der Wert der Stufenuntersuchungen an sich zu sein, im Gegensatz zu den rein hypothetischen Erörterungen über den Zusammenhang der Bildungen innerhalb einer einzigen Zelle auf beliebiger Verdauungsstufe, wo die Veränderungen nur gedanklich zeitlich hintereinander geordnet werden.

2. Noch einige Beobachtungen über die Arbeit der Großkernzellen (Fig. A[1]):

Beim Hungertier ist der Kern dicht umlagert von Körnern auf der c-Stufe. Sie ähneln sehr den Körnern der Kleinkernzelle, sind nur etwas größer; sie haben dieselbe dunkelbraungelbe Farbe und sind ebenso fein gekörnelt. Andere Stufen sind nicht erkennbar (nur noch auffallende, mit Hämatoxylin stark färbbare Kugeln, die ich zunächst noch nicht genetisch deuten kann).

$^1/_2$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme kann ich eine Veränderung an den Secretkörnern noch nicht wahrnehmen; nur vereinzelte scheinen in die 1. Stufe der Auflösung vorgerückt zu sein; sonst ist alles wie beim Hungertier.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme sind die Körner alle in hellgelbleuchtende Blasen der Stufe 2 aufgelöst; die Blasen sind größer als die der Kleinkernzellen, sie liegen vor und hinter dem Kern. Auf dieser Stufe ist Fig. A[1] aufgenommen.

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme sind die Auflösungsstadien verschwunden; ja, zumeist scheint von den Zellen nur ein Rest mit dem Kern übrig zu sein: es macht regelmäßig den Eindruck, als hätten sich hier Teile der Zelle losgeschnürt. Die Zellreste sind mit stark gefärbten Massen (Hämatoxylin) so erfüllt, daß irgendwelche feinen Körner nicht erkennbar sind. Ich möchte die Vermutung aussprechen, daß diese gefärbten Ballen vielleicht erste Bildungsstadien sind, wohl offenbar mit der Secretbildung in Zusammenhang stehen.

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: sehr deutlich sind jetzt die c-Stufen zu erkennen. Mir scheinen die Zellen an Länge gewachsen. Basalwärts sehe ich keine Secrete, nur 3—7 einzelne

große Secretkörner in einer Zelle distalwärts. Morulaformen kommen nicht vor.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: zumeist ist der Zellkern dicht umlagert von c-Stadien, selten sind diese bereits in jene helleuchtenden 1. und 2. Stufen der Auflösung verwandelt.

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: die c-Stadien sind sämtlich verändert zu leuchtenden Blasen; oft sind diese bereits gelöst.

Wir sehen also, daß die Arbeit der Kleinkern- und der Großkernzellen die gleiche ist: es sind Secretzellen, die (rein äußerlich betrachtet!) dasselbe abscheiden; vielleicht ist das Secret doch verschieden, das wird man schwer entscheiden können. — Der Unterschied zwischen ihnen ruht in der Größe von Plasma und Kern und vor allem in ihren Arbeitsperioden: die Großkernzellen beginnen erst 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme zu secernieren und hinken so stets hinter den Kleinkernzellen her.

c) Sind die Zellen Fermentzellen?

Die in Frage stehenden Zellen sind sicher äußere Secretzellen, denn sie sondern einen erkennbaren Stoff in ein Lumen ab. Sind es aber Fermentzellen? Dafür erbringe ich jetzt den Beweis.

Mit chemischen Reagentien ist der Beweis nicht zu führen, wie frühere Autoren es gern wollten; höchstens kann man sagen, daß Zellgebilde mit gleicher Reaktion wie sicher bewiesene Fermentgebilde wahrscheinlich auch Fermentträger sind. Diese Voraussetzung muß aber erst bewiesen werden.

Im Anschluß an Biedermann u. Moritz[1]) prüfte ich die Zellkörner des Hungertieres mit 3% KOH: sie lösten sich auf, wie B. es für die Secretkörner von *Helix* beschreibt; sie zerfließen rasch innerhalb der umgebenden Vacuole, deren Wand zerstört wird, gehen also in die Auflösungsstadien 1 und 2 über, indem sie immer heller werden und einen 2. Konturring bekommen; ihr Umfang nimmt zu; viele lösen sich schon nach 1—2 Minuten durch Platzen auf. Auch dadurch ist die obige genetische Theorie noch wahrscheinlich gemacht. Von Säuren wurden die c-Stadien nicht angegriffen (wie bei Biedermann). Diese beiden Proben machen es wahrscheinlich,

1) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 13.

daß es sich um ähnliche Gebilde handelt, wie sie Biedermann als Fermentkugeln beschrieb.[1])

Den Beweis jedoch führen allein die Stufenuntersuchungen. Schon Biedermann arbeitet mit Ansätzen zu solchen, indem er 2 Stufen: Hungertiere und Tiere viele Tage nach dem Fressen untersuchte; er drückt die Notwendigkeit einer Stufenuntersuchung vortrefflich folgendermaßen aus: „der Wechsel im Aussehen der Drüsenzelle, verursacht durch eine mit der Secretion Hand in Hand gehende quantitative Änderung eines sichtbaren und auffallenden Secretbestandteiles ist bisher das einzige sichere Kriterium für die Beurteilung und Deutung derartig geformter Inhaltsmassen!“[2]) Man muß praktisch nur noch einige Schritte weiter gehen. —

Sehen wir uns jene oben geschilderte Zellarbeit an, wie sie Fig. D^1—K^1 uns andeutet, so sehen wir: die Arbeit der Zelle setzt ein, sobald Nahrung aufgenommen wurde! Man kann noch so viele Hungertiere schneiden, man wird in 90% der Zellen solche Einschlüsse, wie Fig. D^1 (S. 126) sie angibt, sehen. Also muß die Zellarbeit in Zusammenhang mit der Verdauung stehen.

Das macht schon eine Fermentabsonderung wahrscheinlich, denn was soll noch außer Schleim groß abgeschieden werden? Den Hauptbeweis jedoch, daß das proteolytische Ferment an die Secretkörner gebunden ist, bietet uns folgender Vergleich:

d) Vergleich zwischen dem Secretionsablauf in der Zelle und dem Verdauungsverlauf.

Ich bitte, einerseits Fig. D^1—K^1 (S. 126) und L^1 (S. 127) und andrerseits Fig. X (S. 97) und P—W (S. 90) zu vergleichen. Da zeigt sich:

Die beiden Kurven (Fig. X und L^1) sind aus denselben Mitteldarmdrüsen gewonnen: die chemische Kraft der Mitteldarmdrüse und der morphologische Ablauf in den Kleinkernzellen stimmen wesentlich überein. Die Fermentkurve vom Hungertier bis „1 Stunde“ zeigt die erste Absonderung; genau dasselbe zeigt die Morphologie: allmähliche Lösung der c-Stufen bis $^3/_4$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme. — Dann zeigt die Fermentkurve von „1 Stunde“ bis

1) Es ist möglich, daß weitere Untersuchungen hier Nucleoproteide beobachten, was in Hinblick auf Befunde der Pancreasfermente sehr interessant wäre.

2) In: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, p. 944.

„3 Stunden“ eine Zunahme der Fermentkraft, die wir bereits früher als eine Neubildung bezeichneten; dasselbe zeigt die Morphologie: von „1 Stunde“ bis kurz vor „3 Stunden“ werden die Zellkörner durch alle Stadien neu gebildet. — Dann zeigt die Fermentkurve von „3 Stunden“ bis „6 Stunden“ einen neuen Fall der Kräfte; wir sehen an der morphologischen Kurve deutlich das Neubilden in der Zelle vom a- bis c-Stadium. — Nun schnellt die Fermentkurve wieder empor: die Fermentkraft steigt, gleichzeitig sehen wir die allmähliche Lösung der c-Stufen in der morphologischen Kurve.

Dasselbe ergibt sich natürlich, wenn wir statt Fig. L^1 die Figg. D^1—K^1 zum Vergleich heranziehen.

Ferner können wir die beiden genetischen Übersichten Fig. P—W (S. 90) und Fig. D^1—K^1 vergleichen. Zunächst wird sofort nach einer halben Stunde das Secret herausgeschoben, beide Schemata zeigen es. Nach 3 Stunden sind (Fig. T) die ersten kräftigen Verdauungswirkungen sichtbar; andrerseits erkennen wir in Fig. H^1, daß eben der 2. Fermentschub hinausbefördert wurde. Nach 10 Stunden ist die Verdauungskraft am höchsten; der 3. Fermentschub ist hinausgeschoben.

Daraus ergibt sich:

1. Die Fermentkraft korrespondiert mit der Auflösung der „Körner“ (c-Stufe): die Stufe 3 entspricht der höchsten Fermentkraft.

2. Also ist das Ferment an diese „Körner“ gebunden, die wir füglich Fermentkörner[1]) nennen dürfen.

So bestätigen sich klar jene früher aufgestellten Thesen vom Schwanken der Fermentkraft (S. 105); so wird hier der exakte Beweis geführt, daß das Ferment in der Zeit vom Hungertier (oder der Zeit der Nahrungsaufnahme) bis 10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme in 3 Schüben abgesondert wird. Was wir aus der Chemie des Verdauungssaftes gesehen haben (*Murex*, *Pleurobranchaea*, Hund, Mensch, S. 95), wird hier morphologisch bewiesen: die Drüsen arbeiten wie intermittierende Quellen; die herausgeworfenen Fermentreserven des Hungertieres reichen nicht aus, um allein zu

1) Damit fällt also endgültig die von CUÉNOT (in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 115, p. 256—258) verteidigte Ansicht, daß die „Leber eine reine Verdauungsdrüse ohne sekretorische Funktion sein soll“, eine Annahme, die schon von BARFURTH und BIEDERMANN angegriffen wurde, sich in neueren Lehrbüchern aber noch immer findet.

verdauen, es werden neue Fermentkräfte in den Zellfabriken hergestellt, die aufs neue hinausgetan die Kräfte draußen steigern; auch diese reichen noch nicht aus; ein 3. Fermentschub wird gebildet und entleert; das ist der Höhepunkt der Verdauung. Wir wissen, daß jede Zelle auf- und abbauende Kräfte in sich bergen muß; deutlich wird dies z. B. an den Leberzellen der Säugetiere: wir wissen, daß Aufbau und Abbau des Glykogens Arbeiten derselben Leberzellen sind.

Wir rücken mit diesen neuen Erfahrungen dem allgemeinen Verständnis der Drüsentätigkeit ein Stück näher. Es freut mich weniger, hier einige neue Tatsachen zu bringen und zu beweisen. Vielmehr liegt mir daran, durch diese Methodik die Morphologie chemisch und die Chemie morphologisch zu kontrollieren und zu ergänzen; so bekommen wir eine ahnende Vorstellung vom Wandern der Kräfte, indem wir ihrem sichtbaren Bildungs- und Arbeitswege nachschreiten und ihre Wirkung beobachten.

C. Die große Vorderdarmdrüse der *Natica*.

Kurz möchte ich einige Beobachtungen über die Veränderungen mitteilen, die sich in den Drüsenzellen der großen Vorderdarmdrüse bei *Natica* sehen lassen, wenn man Hunger- und Freßtiere vergleicht (gute Stufenuntersuchungen kann man leider nicht machen; vgl. S. 56).

Die Zellen der Querwände nannte ich Secretzellen (Fig. M^1—N^1). Sie sitzen den Querbalken des Bindegewebes auf; es sind längliche Zellen mit eiförmigen Kernen. — In einem Ruhestadium (Fig. M^1), d. h. bei einem Tier, das 6—10 Tage lang gehungert hatte, zeigen die Zellen ein feinkörniges Plasma, in der Mitte der Zelle eine eiförmige, etwas längliche „Vacuole“ (aber eine Abgrenzung, das eigentlich Bezeichnende für eine Vacuole, ist nicht zu sehen). Diese helle Stelle im Plasma ist erfüllt mit vielen traubenartig aneinderliegenden Körnern von dunkelgelber Farbe. — Freßtiere dagegen (Fig. N^1, ca. 6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme) haben ein grobgekörntes Protoplasma, in der Mitte der Zelle mehrere längliche, helle Stellen (aber auch scheinbar ohne Membran), die allermeist ohne Secretkörner sind oder nur mit 1—3 Körnerballen erfüllt. Es erhellt, daß auch hier die Secretkörner in der Ruhe in den hellen Stellen des Plasma gebildet werden, bei der Nahrungsaufnahme jedenfalls verschwinden.

Beim Durchblick mehrerer geschnittener Drüsen von Freßtieren kann man verschiedene Bildungsstufen des Secrets deuten: zuerst feine dunkele Körner, die größer werden, deren Farbe heller wird; dann liegen sie zu Traubenklumpen zusammen und füllen bald in Mehrzahl die „Vacuole" aus. Aber nur Stufenuntersuchungen könnten dies genau feststellen.

Stark eosinophile Körnchen und Schuppen finden sich viel im Plasma des Freßtieres (ca. 6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme). Beim Hungertier dagegen konnte ich nur eine feinste Körnelung (wie sie fast jedes Plasma zeigt) wahrnehmen. Ich halte es für möglich, daß sich diese eosinophilen Körner an der Bildung des Secrets beteiligen, um nach dieser Tätigkeit zu verschwinden. Jedenfalls sind sie nach fertigem Secret beim Hungertier nur noch wenig

Fig. M¹.

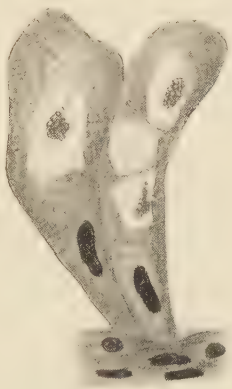

Fig. N¹.

Fig. M¹. *Natica hebraea.* Große Vorderdarmdrüse, Secretzellen. Hungertier. Sublimat-Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. N¹. *Natica hebraea.* Große Vorderdarmdrüse, Secretzellen. Freßtier. Sublimat-Eosin-Hämatoxylin. Paraffin. Zeiss Imm. $^1/_{12}$, Ok. 3.

zu erkennen. Es kann aber auch sein, daß es sich um irgendwelche Reserven handelt, die beim Hungertier verbraucht werden, was im Grunde dasselbe wäre (ähnlich wie bei *Helix* das Glykogen).

D. Frühere Secretionsbefunde bei Gastropoden.

Ähnliche Bildungs- und Lösungstheorien sind bereits für Gastropoden ausgesprochen worden, ohne daß man die Arbeit der Zelle

unmittelbar verfolgt oder die Beziehungen zwischen Verdauung und Secretion beobachtet hätte.

Vor allem an *Helix* ist viel gearbeitet worden: ich verweise hier auf die neueren Zusammenstellungen in Winterstein's Handbuch, Vol. 2, 1 [1]) (Biedermann) und Jordan's Vergleichender Physiologie.[2]) Darin ist die Literatur eingehend angeführt. Hier die wesentlichen Ergebnisse:

Es sind von Biedermann u. Moritz [3]) vor allem Secretkörner mit Vacuolen (unser Stadium 1) gefunden worden. Durch Vergleich zwischen Hungertieren und Tieren 2—8 Tage nach der Nahrungsaufnahme wurde eine Abnahme der Secretkörner und Auftreten der „Secretblasen" (unser Stadium 2—3) festgestellt; ein periodischer Ablauf ist nicht beobachtet. Auch Biedermann ist der Ansicht, daß die Zellkörner (Stadium c) „während des Lebens innerhalb des sie umschließenden Bläschens in Lösung gehen". So hat es Biedermann sehr wahrscheinlich gemacht, daß jene Zellkörner Fermentträger sind, aber bewiesen würde es für *Helix* erst durch Vergleich des chemischen und morphologischen Bildes.

Über die Bildung der Zellbestandteile haben Biedermann u. Barfurth [4]) Vermutungen geäußert. Nach dem Nachuntersucher Biedermann wäre Barfurth's Theorie unrichtig. Biedermann stellt eine neue auf [5]): ein Secretkorn entsteht als ein gelber, sehr kleiner Tropfen, wie ein Pünktchen in einer Wabe; er färbt sich dunkler und wächst. Viele verschmelzen dann miteinander nach Auflösung der Wabenwände zu traubigen Massen. Über das Verhältnis vom Traubenklumpen zur Vacuole spricht Biedermann sich nicht näher aus. Mit geringen Abweichungen (erste Bildung in feinsten Körnchen ohne Vacuole, unmittelbar im Plasma, nur in hellerem gemeinsamen Hof) stimmen diese Ansichten mit meinen Funden bei *Pleurobranchaea* überein.

Wir müssen alle beschriebenen Körner, Ballen, Tropfen, Kugeln usw. in einen genetischen Zusammenhang bringen. Sonst ist jede Diskussion zwecklos. So kann ich mich auch mit der Arbeit Frenzel's [6]) nicht auseinandersetzen, weil jeder gemeinsame Boden

1) p. 941—948, Jena 1911.
2) Jena 1913, p. 306—310.
3) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899.
4) In: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 22, 1883, p. 473.
5) Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, 1, p. 947.
6) In: Nova Acta Leop.-Carol. Akad., Vol. 48, 1886, No. 2. Die

fehlt. Schon besser ist es bei Enriques [1]): „Alle Leberzellen bei *Pleurobranchaea* sind secernierend, ohne auszuschließen, daß sie zu gleicher Zeit auch andere Arbeiten verrichten können ... und vielleicht auch resorbieren". Das ist mir unwahrscheinlich; seine Zellen ohne Einschlüsse (seine figg. 162 u. 164) sind wohl Resorptionszellen, wie ich im Kapitel Resorption durch Eisen- und Karminfütterung nachweisen werde; man kann dann sehen, wie die einen kornfreien Zellen die Stoffe aufnehmen, die anderen kornhaltigen nicht; nur Experimente können entscheiden, ob die Verhältnisse hier ebenso liegen wie bei Insecten oder nicht. — Enriques sieht große Unterschiede in der Form der Einschlüsse. Stufenuntersuchungen wurden nicht gemacht, die Tiere wurden „getötet, nachdem sie aus dem Meere kamen". — Er unterscheidet „2 Extreme" von Zellen, die nach meiner Auffassung Secretions- und Resorptionszellen darstellen. — In den körnerführenden Zellen unterscheidet er hellglänzende Körner und kleine Tropfen (merkwürdigerweise gibt er von letzteren keine Zeichnung); das wären wohl meine Stadien c und 2. — Als Bildungshypothese wird angeführt, „daß die Zellen ohne zerstreutes Pigment (wohl Resorptionszellen?) ein weniger vorgerücktes Stadium seien als die diffuspigmentierten Zellen". — Er beschreibt außerdem Cilienzellen, Zellen mit gelbem und rosa Pigment, ohne etwas über ihre Arbeit aussagen zu können; ich möchte vermuten, daß es sich vielfach um phagocytierte Körper handelt: so etwas kann nur die unmittelbare Beobachtung der periodischen Zellarbeit erschließen.

Zu etwas klareren Ergebnissen kommt er bei *Aplysia:* Er untersuchte hier Hunger- und Freßtiere und schließt, daß die Secretmassen vom Protoplasma gebildet werden, daß sie entstehen aus feinsten Kügelchen, die sich dann zu einer einzigen Secretmasse vereinigen. Bei der Verdauung werden sie wieder von neuem aufgelöst und zerfallen in einzelne Tropfen. Mit diesem Ergebnisse stimme ich gern überein.

Ferner hat Leydig bei *Paludina* folgendes beschrieben [2]): „Die zarten, farblosen Bläschen, die den Zellinhalt darstellen, färben sich gelb und verlieren mit zunehmender Intensität der Farbe ihr

Bildung wird umgekehrt angenommen: zuerst ist die Flüssigkeit in der Zelle ölartig klar, dann wird sie trübe, oder ganz fein staubartig, es bildet sich ein Klumpen, meist dunkel. Ohne Beweis.

1) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 365—373.

2) In: Z. wiss. Zool., Vol. 2, 1850, p. 168.

bläschenartiges Aussehen, indem sie zu gelb gefärbten Körnchen zusammenschrumpfen. In solcher Farbe und Gestalt ballen sie sich innerhalb der Zelle zu einem rundlichen Klumpen zusammen, der später durch Schwinden der ursprünglichen Zellmembran frei wird und als solcher einen Teil des fertigen Sekretes darstellt." Hier ist also (wie bei Frenzel) der Bildungsvorgang gerade umgekehrt angenommen, als Biedermann und ich ihn beschreiben. Ich glaube, den Beweis für die Richtigkeit der Biedermann'schen und die Falschheit der Auffassung von Leydig und Frenzel oben erbracht zu haben (wenn ich von *Pleurobranchaea* auf *Paludina* schließen darf).

So finde ich in den meisten der bisherigen Untersuchungen Tatsachen, die mit meinen Funden im wesentlichen übereinstimmen; ich halte es für sehr möglich, daß die Secretionsvorgänge bei allen Gastropoden gleich sind. So können weitere Forschungen hier einen festumrissenen Secretionsvorgang zeichnen und auf diese Weise den allgemeinen Zellarbeitsproblemen näher kommen. Dazu eignen sich Gastropoden besonders.

II. Die Vorgänge außerhalb der Zelle.

Es ist bisher angenommen worden, daß die bereits bei *Helix*, *Aplysia*, *Pleurobranchaea* usw. beobachteten Secretkörner (Stad. c) in der Zelle sich lösen und daß diese Lösung als fermentführender Saft in die Verdauungshöhle abgesondert wird; als Beweis dafür bringt Biedermann [1]) die Beobachtung bei *Helix*, daß „die braunen Einschlüsse ... als solche niemals in das Sekret übergehen und daher weder im Magensaft, noch auch in den Exkrementen gefunden wurden".

Und dann hat Enriques [2]) folgende bedeutungsvolle und wichtige Tatsache bei *Pleurobranchaea* berichtet: „Bei mikroskopischer Beobachtung zeigt sich das Secret der Leber im allgemeinen wäßrig, ohne suspendierte feste Körper. Doch einige Male — und das ist auch sichtbar in Paraffinpräparaten — sind dort ungewisse pigmentierte Tropfen; sie sind gleich den Tropfen, die sich in den Leberzellen finden, von denen sie also offensichtlich abstammen, bestimmt sich aufzulösen." Später heißt es von den „pigmentlosen Zellen" (nach meiner Ansicht

1) In: Winterstein, Handb. d. vergl. Physiologie, Vol. 2, 1, p. 947.
2) In: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 15, 1901, p. 368.

zumeist Resorptionszellen, S. 135): „sie haben die Tropfen verloren, nicht durch Auflösen, sondern durch Ausstoßen in den Verdauungskanal; dort findet man sie einigemale". Das ist alles, was Enriques schreibt.

Diese wichtigen und sonderbaren Bemerkungen sind weder von Enriques in den langen französischen Auszug seiner Arbeit [1]) aufgenommen worden, noch hat er sie verfolgt oder betont. Ja, er scheint gar kein Gewicht auf sie zu legen, denn er erwähnt sie nur so als Nebensache. So sind sie auch nicht in die neuesten Zusammenstellungen von Jordan und Winterstein-Biedermann übergegangen, so daß ich sie selbst erst vor einigen Wochen fand.

Diese wenigen und versteckten Beobachtungen sagen uns etwas grundsätzlich Neues über die Art der Secretion (was offenbar Enriques nicht beachtet hat): das Secret wird fest ausgestoßen!

Wir werden gleich sehen, daß Enriques zum Teil recht hat. Ohne Kenntnis seiner versteckten Angaben fand ich folgendes:

Die Hauptuntersuchungen über die mikroskopische Zusammensetzung des Verdauungssaftes habe ich an *Pleurobranchaea* gemacht. Auf verschiedenen Verdauungsstufen sehen wir im Saft recht verschiedenartige Körner, Kugeln, Blasen, Tropfen usw., die nur das eine gemeinsam haben, daß sie alle mehr oder weniger im durchfallenden Lichte leuchten und eine gelblich-bräunliche Farbe besitzen.

Wie im vorigen Abschnitt beim Ablauf innerhalb der Zelle beschreibe ich auch hier zunächst nur den genetischen Zusammenhang dieser Gebilde außerhalb der Zelle, dann bringe ich den Beweis für ihn durch Beobachtungen eines periodischen Auftretens in Stufenuntersuchungen, dann gebe ich den Beweis ihrer Herkunft und Arbeit.

A. Der genetische Zusammenhang.

Wir unterscheiden beim Betrachten vieler Verdauungssäfte drei Arten von Gebilden. Mit Geduld kann man sehen, wie sie langsam ineinander übergehen. Im Gegensatz zu den Bildungsstadien a—c und den Lösungsstufen 1—3 nenne ich diese Stadien α—γ (Fig. O^1—S^1).

Stufe α. Im Kropfsaft schwimmen morulaartige Traubenhaufen von Kugeln herum (Fig. O^1); sie sind zu 5—20 Stück zusammengelagert und

1) In: Arch. ital. Biol., Vol. 37, 1902, p. 19.

sind meist durch eine ganz feine Membran umhüllt. Diese ist oft nicht genau zu sehen; nur an den Stellen, wo die Kugeln weniger dicht liegen, sieht man eine Linie das Ganze umhüllen. Der Traubenhaufen ist nicht vollkommen kugelförmig; es sind viele Kugeln im festen Agregatzustand aneinander gelagert, die den Haufen meist etwas länglich oder mit stumpfen Ecken erscheinen lassen.

Die kleinen eingelagerten Kugeln sind das Wichtigste: ich bezeichne sie als das Stadium α. Sie sehen dunkelgelb aus, etwas bräunlich, zeigen auffallend dunkle Punktierung und Körnelung,

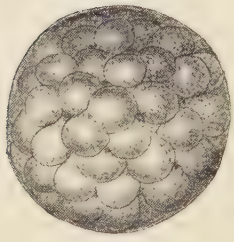

Fig. O^1.

Fig. P^1.

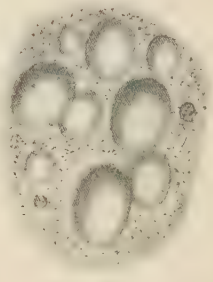

Fig. Q^1.

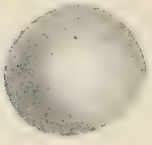

Fig. R^1.

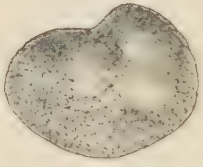

Fig. S^1.

Fig. O^1—S^1. *Pleurobranchaea meckelii.* Secret im Kropf- und Magensaft. Fig. O^1. α-Stadium: Körner im Verbande. Fig. P^1. β-Stadium: Blasen im Verbande. Fig. Q^1. β-Stadium: Blasen fast außer dem Verbande, die meisten sind zerfallen. Fig. R^1. γ-Stadium: freischwimmende Blase. Fig. S^1. Zerfallene α-Stadien im Hungersaft. Nach frischen Präparaten. Sehr stark vergrößert.

etwas unregelmäßige Oberfläche. Ihre Gestalt ist kugelähnlich, aber unregelmäßig. Sie machen den Eindruck, als bestünden sie aus zwei Substanzen, einer gelben, helleren und einer braungelben dunkleren, als bilde die erste die Grundlage und die zweite sei der ersten ein- und angelagert.

Stufe β. Es ist nun interessant, auch Hüllen zu finden, in denen nicht nur die kleinen dunklen Kugeln (Stufe α) eingeschlossen sind, sondern auch größere, hellere Gebilde (Fig. P^1). Wir können in einiger Zeit wahrnehmen, wie sich das Stadium α verändert: die dunklen

Körner werden heller, die ganze Kugel rundet sich ab, wird von den Rändern aus heller gelb, allmählich dringt die Helligkeit bis in das Innere der Kugel vor. Sie vergrößert ihr Volumen beträchtlich, ihr Durchmesser wächst um das Doppelte bis mehr; ihre Farbe wird immer heller gelb, bis zuletzt von einem Körnchen auf der Kugel nichts mehr zu sehen ist. Das Ganze ist nun eine leuchtende Blase: das Stadium β.

Es entsteht offenbar durch allmähliche Auflösung: es dringt Wasser in jene Kugel ein; die Kugel vergrößert ihr Volumen dabei und löst sich auf. Das läßt auf einen osmotischen Vorgang schließen; mir wird diese Vermutung wahrscheinlich, wenn ich die Ergebnisse an Kalkkugeln ansehe, die ich bald im Kapitel „Kalkreserven" veröffentlichen werde; hierbei sah ich täuschend ähnliche Lösungsvorgänge und konnte Osmose nachweisen. Handelt es sich aber um eine osmotische Lösung, dann müssen wir eine Membran um jede Kugel annehmen; eine solche habe ich aber nicht sehen können, auch nicht nach Färbung mit Hämatoxylin oder Karmin. Es scheint aber nach vielen Erfahrungen oft vorzukommen, daß apoplasmatische Gebilde von einer nicht different färbbaren Membran umgeben sind (S. 123). Auch Biedermann hat einen osmotischen Vorgang wenigstens für die Vergrößerung der alles umgebenden Hülle innerhalb der Zelle angenommen; dies habe ich nicht experimentell geprüft. Sicher ist jedenfalls: die Kugeln lösen sich nicht einfach innerhalb der sie alle umschließenden Hülle, sondern sie behalten beim Heller- und Flüssigwerden ihre kuglige Eigengestalt bei; ihre Ränder werden nicht zackig wie andere Körper bei der Lösung, sondern sie runden sich im Gegenteil immer mehr und mehr ab, so daß nach einiger Zeit eine Menge helleuchtender Kugeln (Stadium β) in der alten gemeinsamen Hülle liegt; dies alles läßt eigentlich nur die Erklärung einer osmotischen Auflösung innerhalb einer Membran zu. — Die gemeinsame Hülle dehnt sich mit, um nach einiger Zeit zu platzen.

Stufe γ. Wir sehen ferner, wie sich das β-Stadium weiter entwickelt. Sind 2—8 solcher Kugeln zu Blasen geworden, so sind eine ganze Reihe anderer Kugeln noch nicht soweit; sie sind noch immer auf dem α-Stadium. Durch das eindringende Wasser wird ein kleiner Teil innerhalb der gemeinsamen Hülle feinkörnig, als ob hier etwas gerinne (das beobachtete auch Biedermann nach Zusatz von destilliertem Wasser innerhalb der Zelle). — Bald wird der Umriß der alles umgebenden Hülle unregelmäßiger; jetzt scheint die Hülle zu reißen, die Stufen β treten aus dem Verbande heraus,

es bleiben nur noch Stadien α, feine Körner und Reste der Membran übrig. Jetzt haben wir also freischwimmende Blasen vor uns: das Stadium γ (Fig. R[1]). Sie haben eine schönleuchtende, hellgelbe Farbe; je weiter sie in der Entwicklung vorschreiten, desto heller werden sie. Ihr Volumen wächst nun rasch, ich habe Blasen gesehen, die einen 4—6mal so großen Durchmesser hatten wie der Durchmesser der Körner auf Stufe α. Diese Blasen platzen dann und ergießen ihren Inhalt in den Kropfsaft; das habe ich mehrere Male beobachten können. —

Um es nochmals kurz zusammenzufassen:

Stufe α. Dunkelbraungelbe, feste Kugeln, im Verbande.

Stufe β. Hellere Blasen mit flüssigem Inhalt, im Verbande.

Stufe γ. Noch hellere Blasen mit großem Durchmesser, freischwimmend.

B. Das periodische Auftreten.

Dieser genetische Zusammenhang läßt sich aus Bildern eines einzigen Verdauungssaftes nicht gewinnen; vielmehr waren eine Reihe von Stufenuntersuchungen notwendig, um diesen Zusammenhang all jener Gebilde herauszubekommen (Tabelle 8, S. 142).

Beim Hungertier sehen wir besondere, eben nicht beschriebene Erscheinungen (Fig. S[1]): es finden sich in den schleimigen Saftresten des Magens nur wenige Kugeln (Stufe α); die meisten von ihnen zeigen merkwürdige Veränderungen; sie sind größtenteils in feine Körnchen zerfallen, statt sich zu Blasen zu lösen. Ihre Oberfläche sieht wie geschrumpft aus, wie geborsten; einige Male konnte ich Kugeln im Verbande nicht mehr unterscheiden, alles war in Körner zerfallen; dazwischen ganz kleine helle Stellen. Man sieht alle Übergangsstufen zwischen dem normalen Stadium α und diesem Hungerstadium. — Vielleicht kann man diese Erscheinung auch durch Osmose erklären: Wasserentziehung? Welche Beziehung diese Schrumpfung zu dem Hungersaft hat, weiß ich noch nicht.

$^1/_2$ Stunde nach der Nahrungsaufnahme ist im Magensaft Stadium α selten, Stadium β recht häufig; es macht den Eindruck, als seien diese β-Stufen aus α-Stufen des Hungersaftes entstanden, soweit diese nicht zerfallen waren. Im Kropfsaft dagegen finden sich keine solchen Gebilde, da noch kein Saft in ihn gedrungen ist.

1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme sah ich im Magen sehr viele Stufen α, (die wahrscheinlich eben secerniert wurden). Im

Kropf dagegen überwiegen jetzt die Stufen β und γ (sie sind aus dem Magen herübergetreten).

2 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen überwiegen die β-Stufen und die Übergänge vom α- zum β-Stadium (!) Im Kropfsaft dagegen scheinen die γ-Stufen zu überwiegen, die sich lösen (gelöst als γ^+ bezeichnet).

3 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen weiter α- und β-Stufen, im Kropf vor allem β- und γ-Stufen: es ist ersichtlich, wie die β-Stufen aus dem Magen in den Kropf gedrungen sind und sich als γ-Stufen hier lösen.

6 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: im Magen β- und γ-Stufen, im Kropf alle 3 Stufen, am meisten β und γ.

10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme: viel α-Stufen (!), fast ebensoviel γ-Stadien; β-Stufen fehlen gänzlich. Im Kropf nur γ-Stufen, die sich stark lösen (mit γ^+ bezeichnet).

1 Tag nach der Nahrungsaufnahme: überall gleichmäßig β- und γ-Stufen; vor allem γ.

3 Tage nach der Nahrungsaufnahme (keine Nahrung mehr im Kropf): im Kropfsaft nur γ-Stufen und viel Hungerstadien. Daraus ist zu schließen, daß die Secretballen, wenn keine Nahrung mehr im Kropf ist, nicht zu Blasen werden, sondern in jene feine Körnchen zerfallen (Hungerstadium). Unter dem Mikroskop zerfielen die α-Stufen nach 2 Stunden zu den Hungerstadien.

1. Übertragen wir zur Übersicht diese Beobachtungen am Kropfsaft auf eine Kurve (Fig. T[1]), indem wir von oben nach unten die Stufen und von rechts nach links die Zeiten abtragen. Ich nehme nur die Funde am Kropfsaft, da sie am übersichtlichsten sind; dabei ist zu bedenken, daß sich α-Stufen im Kropf selten finden, da sie meist schon im Magen in β-Stufen übergeführt wurden; es läßt sich ferner beim Vorkommen von allen 3 Stufen schwer das Überwiegen eines besonderen Stadiums genau abschätzen; die Kurve diene zur ungefähren Versinnbildlichung.

Wir erkennen aus ihr deutlich eine zweimalige Auflösung der α-Stadien: einmal zwischen „$^1/_2$ Stunde“ und „2 Stunden“, ein andermal zwischen „$2^1/_2$ und 10 Stunden“. Wir sehen ferner, wie die Zeitpunkte der völligen Auflösung der γ-Stufen und ihr Zerplatzen bei „2 Stunden und 10 Stunden“ liegt. — Das weitere später.

2. Ferner füge ich zur Übersicht und zum besseren Vergleich

des Magen- und Kropfsaftes die Tabelle 8 an: sie dient zur Ergänzung der Tabelle 6 (S. 89).

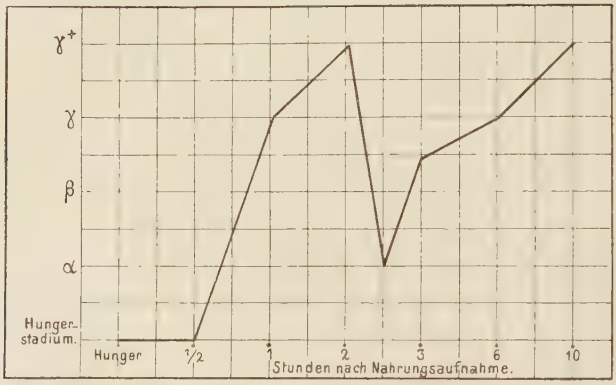

Fig. T[1]. *Pleurobranchaea meckelii.*

Kurve zur Darstellung der Perioden der Secretauflösung außerhalb der Zelle. $\gamma+$ bedeutet fertig aufgelöste Secretkugeln.

Tabelle 8. *Pleurobranchaea*, Stufenuntersuchung des Verdauungssaftes: Nahrungszustand und periodische Lösung der Secretkörner (α—γ) außerhalb der Zelle.

Zeit:		Hungertier	½ Stunde	1 Stunde	2 Stunden	3 Stunden	6 Stunden	10 Stunden
Nahrung	im Kropf	—	nicht angedaut	nicht angedaut	etwas angedaut	angedaut	abgedaut	stark abgedaut
Stufen	im Kropf	—	—	β u. γ	γ u. $\gamma+$	β u. γ	β u. γ	$\gamma+$
Saftfarbe	im Kropf	hellgelb	hellgelb	etwas dunkler	gelbbraun	gelbbraun	dunkelgelb	dunkelbraungelb
Stufen im Magen		alte α u. Hungerstadien	α selten β häufig	α 1. Absonderung	β	α u. β 2. Absonderung	β u. γ	α u. γ 3. Absonderung

Wir können aus ihr deutlich erkennen, wie die Stufen im Magen fast stets denen des nächsten Zeitpunktes im Kropfsaft entsprechen, wie also die Gebilde vom Magen zum Kropf wandern; und

ferner, wie im Magen 3mal die α-Stufen erscheinen, nach 1, 3, 10 Stunden: 3 Absonderungen. — Das Weitere später.

3. Auch ist hieraus der Zusammenhang zwischen Saftfarbe und jenen Gebilden ersichtlich: die Farbe ist zuerst hellgelb und wird dunkler nach Auflösung der ersten γ-Stufen, also ungefähr nach 2 Stunden; sie ist am dunkelsten bei 10 Stunden, wo die meisten γ-Stufen sich gelöst haben. Also ist die Saftfarbe abhängig von den aufgelösten Saftgebilden: je mehr gelöst sind, desto dunkler ist die Farbe.

C. Die Herkunft.

Wir haben bisher nur vorsichtig von Saftgebilden gesprochen. Woher stammen sie und was arbeiten sie?

Ihre Herkunft wird bewiesen durch verschiedene Beobachtungen:

1. Es stimmen die α-Stufen genau im Aussehen mit den c-Stufen des Bildungsvorganges in den Mitteldarmdrüsen überein, nur erscheinen sie besonders groß (vgl. Fig. B^1 S. 122 und Fig. O^1 S. 138).

2. Sie haben auch die gleiche chemische Reaktion: nach Zusatz von 10% Sodalösung erscheinen die Hüllen geringelt und geschrumpft. Es brechen kleine Protuberanzen hervor; das Ganze zerfließt nicht; dagegen 3% KOH: es zerfällt die gemeinsame Hülle der Ballen, die einzelnen Kugeln (Stufe α) liegen zerstreut umher; sie runden sich darauf deutlich, bekommen einen zweiten Konturring, ihr Umfang und die Helligkeit der Farbe nimmt zu. Sie enden durch Platzen: also alles der gleiche Vorgang, wie man ihn während längerer Zeit ohne Reagentien beobachten kann. Das gibt einen Fingerzeig für das Wesen der Lösung in natura. — Ammonium causticum bewirkt, daß in heilen Hüllen die Kugeln in feinen Detritus und eine helle Flüssigkeit zerfließen; die Hüllen schrumpfen. Dieser Prozeß hat mit der Wirkung des Hungersaftes einige Ähnlichkeit (Körnerzerfall zum Hungerstadium; s. S. 140), stellt wohl hier aber den natürlichen Vorgang der Lösung nicht dar, wie Biedermann u. Moritz für *Helix* meinten.[1]) —

3. Vergleichen wir den Arbeitsablauf innerhalb der Zelle (Fig. D^1—K^1 S. 126) mit den Funden außerhalb der Zelle (Tabelle 8): Fig. E^1 zeigt uns, daß zwischen der Nahrungsaufnahme und $^1/_2$ Stunde danach die c-Stufen verschwinden; wir finden in Tabelle 8 die ersten frischen α-Stadien zwischen $^1/_2$ und 1 Stunde im Magensaft —:

1) In: Arch. ges. Physiol., Vol. 75, 1899, p. 13.

1. Absonderung. — Es zeigt sich ferner, daß nach 3 Stunden (Fig. H^1) ebenfalls aus der Mitteldarmdrüse die c-Stufen verschwunden sind; wir finden im Magensaft wieder die α-Stufen: 2. Absonderung. — Und weiter dasselbe bei 10 Stunden: 3. Absonderung. — Wir beobachten also in der Mitteldarmdrüse eine 3malige Lösung, die Hand in Hand geht mit einem 3maligen Auftreten von α-Stufen zu derselben Zeit. Das muß zusammenhängen.

Also ist die Histologie der Secretion innig verbunden mit dem periodischen Auftreten der „Kugeln" im Magen: die α-Stufen sind als a-, b-, c-Stufen in den Secretzellen der Mitteldarmdrüse gebildet und werden periodisch (binnen 10 Stunden 3mal) ausgestoßen; sobald wir in den Zellen Auflösung eines Teiles der c-Stadien erblicken, sehen wir im Magen den anderen ausgestoßenen Teil der c-Stufen als α-Stadien; dann ihre Lösung. Das ergeben die Stufenuntersuchungen mit klarem Beweis (dabei darf ich erwähnen, daß ich in Neapel die Beobachtungen des periodischen Auftretens der α—γ-Stufen machte und erst später in Deutschland die histologische Tatsache der periodischen Secretion in den Zellen feststellte).

Von den Großkernzellen können die α-Stufen nicht stammen, denn morulaähnliche Secretballen habe ich in ihnen nie gesehen. Bleiben also nur die Kleinkernzellen als Erzeuger übrig.

Wir sind also gezwungen, uns vorzustellen, daß ein Teil jener Secretkörner (c-Stufe) in den Zellen periodisch gebildet und gelöst wird: Stufe 1—3; daß ein anderer Teil im festen Zustande ausgestoßen wird, um sich draußen zu lösen (Stufe α—γ). Das ist bewiesen.

D. Die Arbeit.

Die Kugeln im Saft werden in der Mitteldarmdrüse gebildet und periodisch ausgestoßen. Welche Aufgaben haben sie draußen? Die Antwort ergibt sich aus folgenden Vergleichen:

1. Vergleichen wir innerhalb der Tabelle 8 (S. 142) den Nahrungszustand mit den Stufen im Kropf. Es zeigt sich: erst nachdem die γ-Stufen gelöst sind (γ^+) beginnt nach 2 Stunden die erste Verdauung. Eine starke Zertrümmerung ist nach 10 Stunden beobachtet, zur selben Zeit ist wieder das γ-Stadium gelöst (γ^+). Also ist die Verdauung da am stärksten, wo die meisten γ-Stufen gelöst sind. Schon daraus erhellt, daß die Gebilde wohl mit der Verdauung in Zusammenhang stehen.

2. Ich bitte, die Kurve der Mitteldarmdrüse in Fig. X (S. 97) mit der Tabelle 8 „Stufen im Magen“ (S. 142) zu vergleichen. Die Kurve der Mitteldarmdrüse lehrt: sie secerniert von der Nahrungsaufnahme bis 1 Stunde danach; Tabelle 8: 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme findet man die eben frisch aufgetretenen α-Stufen —: 1. Absonderung.

Kurve Fig. X: das Ferment bildet sich neu von 1—3 Stunden; Tabelle 8: nach 3 Stunden finden sich die 2. α-Stufen —: 2. Absonderung.

Fig. X: Die Mitteldarmdrüse hat ihre 2. Fermentbildung von 6—10 Stunden; Tabelle 8: nach 10 Stunden finden sich die 3. α-Stufen —: 3. Absonderung. — So hängt die Fermentkraft in der Mitteldarmdrüse, die wir bereits früher (S. 130) zu den Absonderungen in Verbindung setzten, innig mit dem Erscheinen der α-Stufen im Verdauungssaft zusammen.

3. Ich bitte Fig. T^1 (Stadien im Kropfsaft) mit der Kurve des Kropfsaftes (Fig. X S. 97) zu vergleichen. Fig. X: in der Zeit vom Hungertier bis 1 Stunde nach der Nahrungsaufnahme ist keine Verdauungskraft im Kropfsaft; Fig. T^1: in dieser Zeit treten die ersten α-Stadien im Kropf auf und entwickeln sich langsam bis γ.

Fig. X: in der Zeit von 1—3 Stunden schnellt die Verdauungskraft empor; Fig. T^1: in dieser Zeit wirken jetzt die (von 1—2 Stunden) gelösten γ-Stufen (γ^+); es kommt ein 2. Schub, der sich aber erst allmählich entwickelt und bei 3 Stunden eben zwischen β und γ steht.

Fig. X: Die Kraft sinkt zwischen 3 und 6 Stunden, sie ist meist verbraucht; Fig. T^1: die Stadien entwickeln sich in der Zeit zwischen 3—6 Stunden bis zum γ-Stadium.

Fig. X: Die Kraft schnellt empor in der Zeit von 6—10 Stunden; Fig. T^1: die γ-Stufen haben sich gelöst (γ^+) und wirken.

Aus diesen 3 Vergleichen ergibt sich, daß die α-, β-, γ-Stufen Entwicklungsstadien von Fermentträgern sind: von ihrem Gelöstsein hängt die Fermentkraft ab. Wir haben also das Recht, sie als Fermentkugeln zu bezeichnen.

Es handelt sich also um eine besondere, bisher nicht beschriebene und bewiesene Art der Fermentsecretion: das Ferment wird im festen Zustand ausgeschieden und löst sich (vielleicht unter osmotischen Erscheinungen) in der Verdauungshöhle auf. Bisher ist nur die Erscheinung bekannt, daß das Ferment in bestimmten Gebilden in den Zellen abgelagert wird und sich hier löst; ich möchte diesen Ablauf als die intracelluläre Lösung des Secrets bezeichnen. Demgegenüber nenne ich die eben beschriebene Ausstoßung und Außenlösung die extracelluläre Lösung des Secrets.

Es ist mir wahrscheinlich, daß *Pleurobranchaea* sowohl intracellulär als auch extracellulär die Fermente löst. Die auf S. 123 mitgeteilte Lösung ist zweifellos intracellulär: das zeigt die siebartige Durchlöcherung des Plasmas mit den großen Restvacuolen, mit deutlicher Wand und hellgelb glänzendem Inhalt, der also dem γ-Stadium entsprechen würde. Die c-Stufen werden also entweder intracellulär gelöst (Stufe 1—3) oder als α-Stufen ausgestoßen. Somit wäre der „Stammbaum" des Secrets in unserer Bezeichnung folgender:

Zwischen der intra- und extracellulären Lösung lassen sich viele Parallelen ziehen; ja, man kann sagen, daß sie im wesentlichen gleich verlaufen. Weitere Studien werden die osmotischen Verhältnisse hier aufklären; dazu eignet sich die extracelluläre Lösung besonders. Wir werden auf diese Weise vielleicht dem Problem der Kräftewirkung bei den Secretionsvorgängen und damit dem Zellleben etwas näher kommen.

E. Andere Gastropoden.

Es sei noch kurz erwähnt, daß ich auch bei anderen Gastropoden Fermentballen während der extracellulären Lösung im Magen fand. So sah ich bei *Natica* auch auf Paraffinschnitten in den Mitteldarmdrüsengängen Secretkugeln, die dieselben Reaktionen gaben und dasselbe typische Morulaaussehen hatten wie bei *Pleurobranchaea*. Ebenso im Magensaft des frischen Tieres; leider können Stufenuntersuchungen nicht gemacht werden. Die α-Stufen erscheinen etwas feiner gekörnt und heller, wohl auch unregelmäßiger als bei *Pleurobranchaea*. Die γ-Stufen haben etwas oval-eirunde Form. Der Saft ist gelblich-braun. Durch Reaktion mit Alkalien und Säuren (S. 129) können die Secretkugeln gut von den oft auftretenden Kalkkugeln unterschieden werden. Mit Osmiumsäure färben sich die Fermentkugeln nicht.[1])

1) Gegen NUSSBAUM (in: Arch. mikroskop. Anat., Vol. 13, 1877, p. 721), der meint, man könne Ferment mit Osmium schwärzen.

Auch bei *Pterotrachea* habe ich Fermentkugeln an der chemischen Reaktion und am Aussehen erkannt; die umgebende Hülle war hier auffallend groß; hierbei konnte ich deutlich sehen, wie die Kugel (α-Stufe) sich in ihrer eigenen Membran löste: der dunkle feste Kern wurde immer kleiner und schwamm als feinster Punkt in der hellen Blase, die ihr Volumen im Vergleich gegen zu dem der ursprünglichen Kugel bedeutend vergrößert hatte; zuletzt verschwand er.

Genauere Paralleluntersuchungen zu *Pleurobranchaea* konnte ich bei *Murex* machen. Zunächst stellte ich durch die Reaktionen und das Aussehen der Gebilde im Saft fest, daß diese Gebilde mit den Fermentkugeln von *Pleurobranchaea* identisch sind und sich von den massenweise im Darm vorkommenden Kalkkugeln lebhaft unterscheiden. Die α—γ-Stufen haben dasselbe Aussehen wie bei *Pleurobranchaea*, sind aber kleiner; auch wollte es mir hier mehrere Male scheinen, als ob sich die α-Stufen (Kugeln) in der gemeinsamen Hülle lösen; als sei diese besonders widerstandsfähig.

Ich habe in Tabelle 4 (S. 73) eine vergleichende Übersicht über die makroskopischen Stufenbefunde im Magen usw. gegeben. Ich muß sie jetzt mikroskopisch ergänzen durch die beobachteten Funde von Fermentkugeln; ich habe hier nur die Menge annähernd in vielen Bildern geschätzt und auf diese Weise ein Schwanken der Secretion feststellen können.

Tabelle 9. *Murex*, Befunde im Magen.

Zeit	Hunger	½ Stunde	2 Stunden	3 Stunden	6 Stunden	10 Stunden	24 Stunden
Fermentkugeln	—	zahlreich	wenig, da gelöst	zahlreich	zahlreich	wenig, da gelöst	—
Farbe	hell	gelblich	dunkler	dunkelgelb	gelbbraun	dunkelbraungelb	gelbbraun

Zunächst ist aus dieser Tabelle 9 ersichtlich, daß (wie bei *Pleurobranchaea*) die Flüssigkeitsfarbe zusammenhängt mit der Anzahl der gelösten Fermentkugeln: die Farbe ist um so dunkler, je mehr Fermentkugeln gelöst sind.

Ich bitte ferner, Fig. F (S. 66) (Fermentkurve des Magensaftes: ----) mit dieser Tabelle 9 zu vergleichen:

1. Verdaut wird immer. Aber die Verdauung ist am stärksten nach 2 Stunden; Tabelle 9 gibt an, daß zu dieser Zeit die ersten Mengen der Secretkugeln gelöst wurden. Wieder erreicht bei 10 Stunden die Verdauungskraft ihren Höhepunkt; wieder ist die 2. Menge der Secretkugeln gelöst.

2. Die Verdauung ist dagegen verlangsamt, wenn die Fermentkugeln sehr zahlreich sind: bei 6 Stunden.

3. Die Secretion erfolgt in 2 Schüben: der erste dauert von der Nahrungsaufnahme an bis 2 Stunden danach — der zweite dauert von 6—10 Stunden nach der Nahrungsaufnahme.

So decken sich auch hier das Bild des Schwankens der chemischen Verdauungskraft und das morphologische Bild des Secretionsvorganges. Damit ist auch für *Murex* dasselbe wie für *Pleurobranchaea* wahrscheinlich gemacht: die Verdauungskraft schwankt und ist abhängig von der Anzahl der gelösten Fermentkugeln.

Dies alles dient zum weiteren Beweis unserer Vorstellung: die Secretzellen der untersuchten Gastropoden arbeiten nach der Nahrungsaufnahme wie intermittierende Quellen. Diese periodische Secretion ist die Ursache der schwankenden Verdauungskraft.

Schluß.

Auf eine systematische Zusammenfassung aller Ergebnisse und ein Literaturverzeichnis hier am Schluß möchte ich verzichten: die wichtigen Resultate sind am Schluß der einzelnen Abschnitte übersichtlich zusammengetragen und in der Darstellung durch Sperrdruck gekennzeichnet; die früheren Arbeiten sind als Fußnoten wiederholt angegeben.

Ich habe mich bemüht, eine Kette zusammenhängender Tatsachen darzustellen: wie die Umwelt und das Verhalten die Nahrung bedingt, wie die Art der Nahrungsaufnahme mit je einem bestimmten physiologischen Darm- und Verdauungstypus in Verbindung steht, wie dann die Nahrung in dem Darme wandert, wie sie verschieden verarbeitet wird, wie die Secretzellen periodisch tätig sind und damit die Verdauungsperioden verursachen. So war ich bestrebt, die ersten natürlichen Zusammenhänge des Verdauungsablaufes darzustellen und zugleich Beiträge zur Lösung allgemeiner physiologischer Fragen zu bieten.

Alles dies sind nur Erscheinungen; über die sie bewirkenden Regulationskräfte wissen wir bei Gastropoden noch nichts.

Lebenslauf.

Ich bin geboren zu Magdeburg am 14. November 1888 als Sohn des Geheimen Regierungs- und Medizinalrates Dr. M. Hirsch und seiner Ehefrau, geb. Diesterweg.

Während meiner Gymnasialzeit auf dem Kloster U. L. Frauen zu Magdeburg beschäftigte ich mich die letzten Jahre vor allem mit philosophischen, descendenztheoretischen und allgemein-biologischen Fragen. Ich ging dann nach Tübingen, um dort bei Herrn Prof. Dr. Fr. Blochmann tierische Anatomie zu lernen, der sich meiner während meines 4jährigen Studiums dort besonders freundlich und eingehend annahm; ich bin ihm großen Dank schuldig für seinen Unterricht im Beobachten und Kombinieren, im morphologischen Erfassen eines Tierkörpers und für eingehendes Studium wirbelloser Tiere; auch gab er mir durch die Erlaubnis, drei Semester im histologischen Kurs zu assistieren, besondere Gelegenheit zum Lernen.

Diese gründliche anatomische Schulung wurde glücklich ergänzt durch den physiologischen Unterricht, den mir Herr Prof. Dr. H. Jordan so reich in vielen persönlichen Aussprachen, in Kollegs und Kursen erteilte. Er kam meinen biologisch-philosophischen Neigungen verstehend und helfend entgegen und hat so meine Denk- und Arbeitsweise nachhaltig beeinflußt; ihm verdanke ich bestimmende Anregungen, die auch in dieser Dissertation und in einer früheren Arbeit sich auswirken. — Herr Prof. Dr. K. Bürker war so sehr liebenswürdig, mich in langem privatem Kursus und Kolleg in die Physiologie der Wirbeltiere einzuführen. Herr Prof. Dr. H. Thierfelder hat in sich meiner in physiologisch-chemischen Kursen sehr freundlich und eingehend angenommen.

Sonst hörte ich Kollegs und Kurse bei den Herren Professoren der medizinischen Fakultät v. Froriep, Heidenhain, Müller, Gaupp; in der philosophischen Fakultät bei den Herren Proff. v. Lange, Noack, Spitta und den Herren Privatdozenten Dr. Zinkernagel und Gradmann. In der naturwissenschaftlichen Fakultät bei den Herren Proff. v. Vöchting, Paaschen, Wislizenus, Koken, Bülow, Lehmann, Winkler, Frhr. v. Huene und den Herren Dr. Martini und Vogel. — Ferner habe ich während meines Semesters in Halle bei den Herren Proff. Haecker, Schlüter, Vorländer und Walther gehört.

An Untersuchungen habe ich bisher veröffentlicht: „Goethe als Biologe", in: Annalen für Naturphilosophie, Dezember 1912. Ferner: „Zur Kritik der Seidenpeptonmethode und der intracellulären Protease", in: Ztschr. physiol. Chemie, Vol. 91, 1914, S. 78.

Das Rigorosum bestand ich am 27. Juli 1914 summa cum laude.

Gottwalt Chr. Hirsch.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.